











# FESTSKRIFT

UTGIVEN AV

# LUNDS UNIVERSITET

VID DESS

TVÅHUNDRAFEMTIOÅRSJUBILEUM

1918

ANDRA AVDELNINGEN

MEDICIN SAMT MATEMATISKA OCH NATURVETENSKAPLIGA ÄMNEN

II

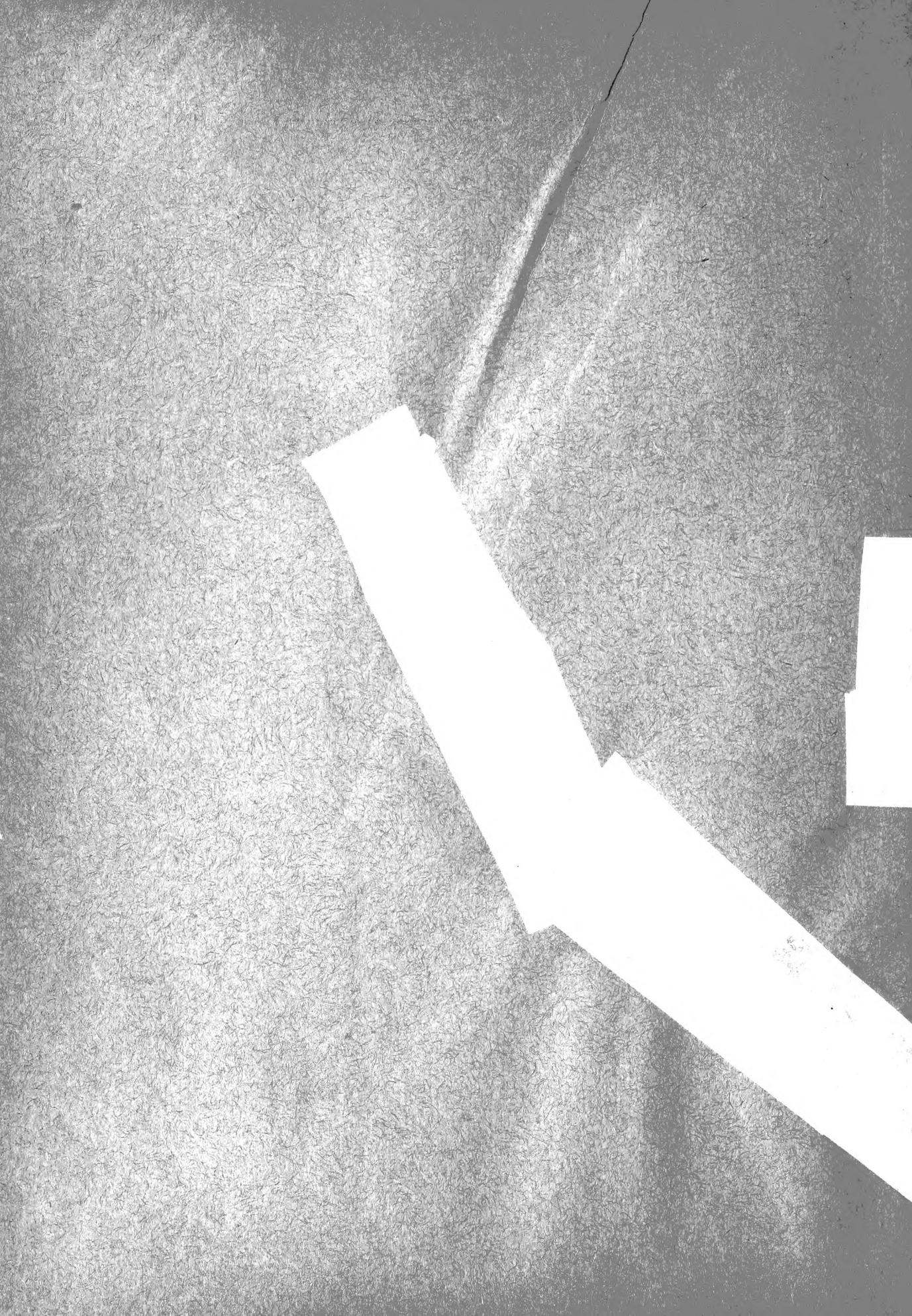


LUND

C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG

OTTO HARRASSOWITZ





# FESTSKRIFT

UTGIVEN AV

# LUNDS UNIVERSITET

VID DESS

TVÅHUNDRAFEMTIOÅRSJUBILEUM

1918

ANDRA AVDELNINGEN

MEDICIN SAMT MATEMATISKA OCH NATURVETENSKAPLIGA ÄMNEN

## II



LUND

C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG

OTTO HARRASSOWITZ





# ACTA UNIVERSITATIS LUNDENSIS

NOVA SERIES

---

## LUNDS UNIVERSITETS ÅRSSKRIFT

NY FÖLJD

ANDRA AVDELNINGEN  
MEDICIN SAMT MATEMATISKA OCH NATURVETENSKAPLIGA ÄMNEN

XIV: 2

1918

(K. FYSIOGRAFISKA SÄLLSKAPETS I LUND HANDLINGAR. N. F. XXIX)

---

LUND  
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG  
OTTO HARRASSOWITZ

LUND 1918  
HÅKAN OHLSSONS BOKTRYCKERI

ACTA REGIÆ SOCIETATIS PHYSIOGRAPHICÆ  
LUNDENSIS

KUNGL. FYSIOGRAFISKA SÄLLSKAPETS I LUND  
HANDLINGAR

NY FÖLJD

XXIX: 2

1918

(LUNDS UNIVERSITETS ÅRSSKRIFT. N. F. AVD. 2. BD 14)

247223

LUND  
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG  
OTTO HARRASSOWITZ



## Innehåll:

21. RAMBERG, LUDWIG, Arseniksyras och arseniksyrlighets elektrolytiska reduktion till arsenikväte vid katoder av olika metaller. (S. 1—47 m. 8 textfigurer och tysk resumé.)
  22. SMITH, L., Über die Konstitution der Isotropasäuren. (S. 1—16.)
  23. HADDING, ASSAR, Några Lauediagram av fältspat. (S. 1—16 m. 2 taylor o. 7 textfigurer samt tysk resumé.)
  24. FRÖDIN, JOHN, Über das Verhältnis zwischen Vegetation und Erdfließen in den alpinen Regionen des schwedischen Lappland. (S. 1—32 m. 4 Tafeln u. 9 Textfiguren.)
  25. MURBECK, SV., Über staminale Pseudapetalie und deren Bedeutung für die Frage nach der Herkunft der Blütenkrone. (S. 1—59 m. 10 Textfiguren.)
  26. GERTZ, OTTO, Skånes Zoocecidier. Ett bidrag till kännedomen om Sveriges gallbildande flora och fauna. (S. 1—72.)
  27. LUNDEGÅRDH, HENRIK, Das geotropische Verhalten der Seitensprosse. Zugleich ein Beitrag zum Epinastieproblem und zur kausalen Morphologie. (S. 1—93 m. 16 Textfiguren.)
  28. HERIBERT-NILSSON, NILS, Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung Salix. (S. 1—145 m. 65 Bildern im Texte.)
  29. CARLGREN, OSCAR, Die Mesenterienanordnung der Halcuriiden. (S. 1—40 m. 1 Tafel u. 25 Textfiguren.)
  30. WALLENGREN, HANS, Biologisch-Faunistische Untersuchungen aus dem Öresund. IV. Die Infusoriengattungen Lembus Cohn und Plagiopyla Stein. (S. 1—27 m. 1 Tafel u. 12 Textfiguren.)
  31. NAUMANN, EINAR, Über die natürliche Nahrung des limnischen Zooplanktons. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffhaushalts im Süßwasser. (S. 1—48 m. 5 Figuren im Texte.)
  32. BENGTSSON, SIMON, Braconologische Beiträge. (S. 1—48 m. 19 Figuren im Texte.)
  
  33. Fysiografiska Sällskapets sammanträden 1917—1918.
-



ARSENIKSYRAS OCH ARSENIKSYRLIGHETS ELEKTRO-  
LYTISKA REDUKTION TILL ARSENIKVÄTE VID  
KATODER AV OLIKA METALLER

AV

LUDWIG RAMBERG

---

MED 8 TEXTFIGURER

(MIT ZUSAMMENFASSUNG IN DEUTSCHER SPRACHE)



LUND  
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG  
OTTO HARRASSOWITZ



Föredragen i K. Fysiografiska Sällskapet den 13 februari 1918.

LUND 1918  
HÅKAN OHLSSONS BOKTRYCKERI

## I.

### Inledning och historik.

Under det att de flesta tunga metaller kunna bestämmas lätt och exakt genom elektrolytisk utfällning, har det hittills ej lyckats att tillämpa denna bekväma analysmetod på arsenik. Orsaken härtill ligger däri, att arsenikföreningarnas katodiska reduktion ej stannar vid utfällning av metallisk arsenik, utan alltid i större eller mindre grad går vidare till bildning av gasformigt arsenikväte, varigenom en del av arseniken förloras. Visserligen kan ju möjligheten synas ligga nära att göra nyssnämnda bireaktion till huvudreaktion, d. v. s. att på galvanisk väg *kran-titativt* reducera arseniken till väteförening och bestämma den såsom sådan, men i själva verket har realiserandet av denna möjlighet visat sig vara förbunden med stora svårigheter, vilka först på senare tid delvis övervunnits. I fråga om det praktiskt viktigaste fallet — den direkta elektrolytiska reduktionen av vid makroanalyser vanliga mängder arseniksyra — meddelas den exakta lösningen av ifrågasvarande analytiska uppgift först i föreliggande arbete.

På grund av sin analogi med det bekanta MARSHska provet kallas arsenikföreningarnas elektrolytiska reduktion till arsenikväte ofta »den elektrolytiska MARSH-processen» — åtminstone då denna operation användes för påvisande eller bestämning av minimala arsenikkvantiteter. Emellertid torde det i den nyare litteraturen förbisedda faktum förtjäna framhållas, att arsenikvätets bildning på galvanisk väg iakttagits mer än ett årtionde innan MARSH<sup>22</sup> 1836 publicerade sin metod. N. W. FISCHER<sup>12</sup> hade 1812 föreslagit att i forensiska fall påvisa arsenik genom elektrolys i en med diafragma försedd apparat, på vars av en guld- eller koppartråd bestående katod arseniken skulle avskiljas som ett lätt synligt anflog. Vid prövning av denna metod fann BUCHNER<sup>8</sup> på 1820-talet, att den var behäftad med en svår felkälla, därigenom att arsenikväte bildas vid katoden. BUCHNER trodde sig t. o. m. kunna draga den slutsats ur sina försök, att större delen av arseniken i vissa fall reducerades till väteförening; det förefaller emellertid föga troligt, att detta skulle varit förhållandet under de av honom valda försöksbetingelserna. Det förtjänar omnämnande, att redan BUCHNER uppgiver, att arseniksyrans elektrolytiska reduktion försiggår vida svårare än arseniksyrlighetens. Till denna fullt riktiga slutsats har han emellertid kommit genom en felaktig försöksanordning; hans arseniksyrelösning innehöll nämligen i motsats till arseniksyrlighetslösningen fri salpetersyra. DUFLOS

och HIRSCH<sup>11</sup> beskrev 1842 en förbättrad form av den av BUCHNER begagnade, ursprungligen av v. TOROSIEWICZ<sup>49</sup> angivna elektrolysapparaten och föreslog att påvisa det bildade arsenikväte genom dess av SOUBEIRAN<sup>37</sup> och LASSAIGNE<sup>18</sup> förut studerade reaktion med silverniträt. Då emellertid DUFLOS och HIRSCH liksom BUCHNER arbetade med mycket låg strömstyrka och elektrolyt av olämplig sammansättning, var arsenikvätebildningen för dem ännu blott en bireaktion. Dessa forskares arbeten blevo snart så fullkomligt glömda, att man ej finner dem nämnda av senare författare på området.

Den förste, som lyckades tillnärmelsevis realisera betingelserna för arseniksyrighetens fullständiga elektrolytiska reduktion till arsenikväte, var BLOXAM<sup>6</sup>, som sålunda måste betecknas som den egentlige grundläggaren av den »elektrolytiska MARSH-processen». Hans 1861 publicerade förtjänstfulla arbete är visserligen av rent kvalitativ art, men innehåller en mängd viktiga iakttagelser angående de flesta moment, som äro av betydelse för ifrågavarande metodik. Det var väl i främsta rummet den elektriska energiens svårtillgänglighet vid denna tid, som förorsakade, att den av BLOXAM angivna vägen under de närmaste 40 åren knappast beträddes av andra forskare — några enstaka publikationer (av OLSZEWSKI<sup>24</sup> och WOLFF<sup>56</sup>) medförde inga nämnvärda framsteg. Först i början av innevarande århundrade, då bestämningen av minimala arsenikkvantiteter genom en i England inträffad massförgiftning med arsenikhaltigt öl blivit ett högst aktuellt praktiskt-analytiskt problem, blev BLOXAMS metod av TROTMAN<sup>51, 52</sup> framdragen ur glömskan. På TROTMANS 1902 offentliggjorda första meddelande följde en rad arbeten av THORPE<sup>46, 47</sup> (1903), SAND och HACKFORD<sup>36</sup> (1904), W. THOMSON<sup>44, 45</sup> (1904, 1909) samt CHAPMAN och LAW<sup>10</sup> (1906), genom vilka den »elektrolytiska MARSH-processens» metodik ytterligare utvecklades. Av dessa forskare lade TROTMAN och THORPE huvudvikten vid skapandet av en praktiskt användbar mikroanalytisk metod, under det att de övriga anlade mera teoretiska synpunkter och särskilt studerade katodmaterialets betydelse.

Samtliga nyssnämnda författare arbetade uteslutande med mycket små arsenikmängder (av storhetsordningen 0.01 mg). För bestämning av den till arsenikväte reducerade arsenikens mängd använde de alla samma metod: den vid katoden utvecklade gasen leddes genom ett glödande rör, och den i dettas kapillära del avsatta »arsenikspegeln» storiék uppskattades genom jämförelse med en ur kända arsenikmängder framställd skala av »normalspeglar». Det är tydligt, att denna metodik ej ger i sträng mening kvantitativa värden, utan blott relativa, vadan man genom dessa undersökningar ej får ett exakt svar på frågan, huruvida den i apparaten införda arsenikmängden fullständigt reduceras till väteförening. Samma anmärkning gäller även ett arbete av BLOEMENDAL<sup>4, 5</sup> från 1908. För speglarnas bestämning använde visserligen denne forskare en av BERNTROP<sup>2</sup> angiven titreringsmetod, men även denna ger — åtminstone i den form, vari BLOEMENDAL begagnade densamma — blott relativa värden (se RAMBERG och SMITH<sup>31</sup>). Däremot publicerade 1905 såväl MAI och HURT<sup>20</sup> som FRERICHs och RODENBERG<sup>13</sup> under-

sökningar över ifrågavarande tema, vilka skilde sig från de förut nämnda dels därigenom, att de gällde större arsenikmängder (0.02 — 0.25 mg  $\text{As}_2\text{O}_3$  hos MAI och HURT, 0.1 — 21 mg  $\text{As}_2\text{O}_3$  hos FRERICHS och RODENBERG), dels därigenom, att arsenikvätet bestämdes genom absorption i titrerad silvernitratlösning. Denna bestämningsmetod kan dock ej anses tillförlitlig — åtminstone ej i den av dessa författare använda formen — enär den, såsom framgår ur undersökningar av MARCHLEWSKI<sup>21</sup>, POLECK och THÜMMEL<sup>27</sup>, HEFTI<sup>14</sup>, PAUCKE<sup>26</sup>, RECKLEBEN och LOCKEMANN<sup>32</sup> samt RECKLEBEN, LOCKEMANN och ECKHARDT<sup>34</sup>, innesluter en mängd felkällor, vilka dock delvis kompensera varandra. En annan, i princip av TREADWELL<sup>50</sup> angiven metod för arsenikvätes bestämning användes av HEFTI<sup>14</sup> vid en undersökning angående elektrolytisk reduktion av relativt stora mängder arseniksyrlighet (25—100 mg). HEFTI absorberade arsenikvätet i 0.1-normal jodlösning och återtitrerade överskottet av jod med hyposulfit efter tillsats av bikarbonat. Mot detta förfaringssätt kan emellertid anmärkas, att det är principiellt oriktigt att titrera jod med hyposulfit i bikarbonathaltig lösning (TOFF<sup>48</sup>; en sammanställning av den nyare litteraturen härom finner man hos ABEL<sup>1</sup>).

Såsom framgår ur det ovan anförda, hava samtliga i det föregående nämnda forskare arbetat med mer eller mindre otillfredsställande metodik, vadan deras resultat ej kunna anses fullt tillförlitliga. I själva verket motsäga också de olika författarnas uppgifter varandra i åtskilliga väsentliga punkter. Till belysning av det nyss sagda lämnas nedan en översikt av de huvudsakliga resultaten av nyss-nämnda undersökningar.

THORPE, som uteslutande arbetade med platinakatod (liksom BLOXAM, OLSZEWSKI och WOLFF) fann, att väl arseniksyrlighet, men ej arseniksyra härvid kvantitativt reducerades till arsenikväte, förutsatt att katoden ständigt hölls blankpolerad. Arseniksyra måste enligt THORPE före analysen reduceras med svavelsyrlighet. ÄVEN TROTMAN använde platinakatod, men försatte elektrolyten med zinksulfat, vadan katodens yta i realiteten bestod av zink. Då han ej nämner något om nödvändigheten av att på förhand reducera arseniksyran, synes han hava hyst den uppfattningen, att även denna vid hans förfaringssätt lätt reduceras till arsenikväte.

SAND och HACKFORD anställde komparativa försök med katoder av platina, koppar, järn, bly, zink och kvicksilver, varvid de funno, att såväl arseniksyrlighet som -syra (i mängder, motsvarande omkr. 0.004 mg As) fullständigt överfördes till arsenikväte vid *järn*-, *bly*- och *zink*katod, under det att vid *platinakatod* visserligen arseniksyrlighet, men ej -syra undergick samma reaktion. Vid *kopparkatod* erhöles blott  $\frac{1}{6}$  av arseniken såsom väteförening, vare sig syra eller syrlighet förelåg. Vad beträffar *kvicksilver* som katodmaterial, funno de, att såväl arseniksyrlighet som -syra snabbt reducerades till metallisk arsenik, men att denna endast mycket långsamt och med stor svårighet överfördes till arsenikväte, så att synlig spegel först erhöles vid mängder, motsvarande 3—5 mg  $\text{As}_2\text{O}_3$ . För praktiskt bruk ansågo SAND och HACKFORD *bly* vara det bästa katodmaterialet. Denna deras åsikt

har, såsom framgår ur det följande, intill allra sista tiden delats av alla forskare, som arbetat på detta område, med undantag av KUNKEI.<sup>17</sup>, som föredrog silver (han utförde emellertid inga kvantitativa bestämningar).

MAI och HURT funno likaledes efter provning av platina, guld, silver, tenn, kol, kisel och bly såsom katodmaterial blott *bly* användbart. De uppgiva, att såväl arseniksyra (0.05—0.10 mg) som -syrlighet (0.02—0.25 mg) fullständigt reduceras till arsenikväte vid blykatod. I motsats till alla andra nyare forskare på området arbetade de med en apparat utan diafragma och måste därför också fortsätta elektrolysen 3 timmar (med 2—3 amp.), medan annars tiden för en analys är  $\frac{1}{2}$ —1 timme.

ÄVEN FRERICHS och RODENBERG använde blykatod, men funno i motsats till MAI och HURT, att arseniksyra före elektrolysen måste reduceras till syrlighet. De visade vidare genom jämförande försök fördelarna av att använda en med diafragma försedd apparat.

Såväl CHAPMAN och LAW som THOMSON hava anställt ganska omfattande komparativa undersökningar angående olika metallers effektivitet som katodmaterial. Deras resultat äro sammanställda i följande tabell, där siffrorna angiva mängden till arsenikväte reducerad arsenik, uttryckt i procent av den i apparaten införda arsenikmängden. Denna var hos THOMSON alltid 0.027 mg As, hos CHAPMAN och LAW varierade den vanligen mellan 0.0075 och 0.075 mg As, men uppgick i ett fall (platinerad platinakattod) till 0.75 mg As. För jämförelses skull hava även resultaten av SAND och HACKFORDS ovan omnämnda försök medtagits. Alla i tabellen meddelade värden äro vunna genom skattning av speglar och kunna således, såsom förut framhållits, blott anses som relativa.

Katodmaterial	% red. till H <sub>3</sub> As					
	ur As <sub>2</sub> O <sub>3</sub>			ur As <sub>2</sub> O <sub>5</sub>		
	Th	Ch & L	S & H	Th	Ch & L	S & H
Pb .....	100	100	100	98.5	70	100
Zn .....	100	—	100	41	—	100
Cd .....	100	100	—	27	70	—
Sn .....	100	100	—	18.5	—	—
Ag .....	100	20	—	0	—	—
Cu .....	—	4—10	c:a 17	—	14	c:a 17
C (grafit) .....	100	—	—	4	—	—
Fe .....	93	10	100	40.5	—	100
Pt, blank .....	88.5	—	40—100	0	5	0
Pt, platinerad ....	—	0	—	—	—	—
Al .....	82	—	—	9	—	—
Au .....	74	—	—	4	—	—
Co .....	43.5	—	—	0	—	—
Ni .....	42.5	50	—	0	25	—
Pd .....	38	—	—	0	—	—

De i flera fall betydliga avvikelserna mellan olika författaresh värden för samma katodmaterial torde till en del bero på den använda bestämningsmetodens osäkerhet

och på olikheter i försöksbetingelserna, framför allt strömtätheten \*. Deras förnämsta orsak är dock sannolikt den omständigheten, att ingen av ifrågavarande författare synes hava observerat, vilket oväntat stort inflytande elektrodens ytbeskaffenhet har på resultaten, särskilt vid reduktion av arseniksyra.

Efter åtskilliga orienterande försök med katoder av diverse metaller arbetade HEFTI uteslutande med blykatod och med större arsenikmängder än någon av de föregående forskarna. Han fann det nödvändigt att före elektrolysen reducera arseniksyra till -syrlighet. Hans resultat skola längre fram närmare behandlas.

Flera forskare hava diskuterat frågan om ett eventuellt samband mellan de olika metallernas överspänning och deras effektivitet som katodmaterial vid arsenikens syreföreningars reduktion till arsenikväte. SAND och HACKFORD ansågo sig kunna draga den slutsats ur sina försök, att arseniksyrans reduktion till syrlighet — åtminstone då det gäller mycket små mängder — blott äger rum, då katoden består av en metall med mycket hög överspänning, men att arseniksyrlighetens reduktion till arsenikväte även bestämmas av andra faktorer än överspänningen (»katalytisk effekt av katodmetallen» m. fl.). CHAPMAN och LAW hava — f. ö. med föga framgång — försökt uppställa en teori för ifrågavarande reduktionsprocess, enligt vilken överspänningen skulle vara den i främsta rummet bestämmande faktorn. De anse sina experimentella data bekräfta denna teori, men medgiva dock, att även andra faktorer kunna göra sig gällande. THOMSON drager däremot ur sitt experimentella material den slutsatsen, att en metalls förmåga att såsom katod reducera arseniksyra eller -syrlighet till arsenikväte är en specifik egenskap, som synes vara oberoende av överspänningen.

De nyss refererade undersökningarna över katodmaterialets inflytande hava uppenbarligen inspirerats av de forskningar angående samma fenomen vid den elektrolytiska reduktionen av vissa organiska ämnen, som just vid ifrågavarande tid voro aktuella (utförliga litteraturhänvisningar rörande dessa finner man hos RUSS <sup>35</sup>). Särskilt TAFELS <sup>38</sup> undersökningar angående kaffeinetns reduktion hava tydligen utövat ett stort inflytande, vilket tydligt röjes av såväl speklutionerna om överspänningens betydelse som förkärleken för bly som katodmaterial och åtskilliga andra, här ej berörda detaljer.

Som ovan nämnts, funno SAND och HACKFORD kvicksilver fullkomligt odugligt som katodmaterial för ifrågavarande ändamål. Dessa författares resultat har tydligen utan vidare godtagits av senare forskare på området och avskräckt dem från att anställa vidare försök med denna metall, fastän dess effektivitet vid andra elektrolytiska reduktionsprocesser tydligt ådagalagts av TAFEL och SCHMITZ <sup>42</sup> m. fl., och fastän VORTMANN <sup>53</sup> vid sina försök att bestämma arsenik elektrolytiskt såsom amalgam funnit, att riklig arsenikvätebildning äger rum vid elektrolys av en med

---

\* Denna var hos CHAPMAN och LAW 1.5 amp./cm<sup>2</sup>, hos SAND och HACKFORD 0.17—0.21 amp./cm<sup>2</sup>, hos THOMSON vid Pb, Zn, Cd, Sn, Fe, C 0.35 amp./cm<sup>2</sup>, vid de övriga 0.035 amp./cm<sup>2</sup>. THOMSON uppger sig hava konstaterat, att strömtätheten har ringa inflytande.

kvicksilversalt försatt arseniklösning. För några år sedan visade emellertid förf.<sup>28</sup>, att SAND och HACKFORDS uppgifter i denna punkt voro fullkomligt felaktiga, i det att kvicksilver vid elektrolytisk reduktion av arsenikens syreföreningar överträffar alla andra katodmaterial därutinnan, att det medger snabb och kvantitativ reduktion till arsenikväte ej blott av arseniksyrlighet, utan även av arseniksyra. De då meddelade resultaten gällde emellertid blott mycket små mängder (0.1—0.001 mg As). I det följande skall visas, att kvicksilvrets överlägsenhet är obestriddig, även då det gäller reduktion av större mängder arseniksyra.

Den ovan meddelade litteraturöversikten visar, att frågan om katodmaterialets inflytande på den elektrolytiska reduktionen av arsenikens syreföreningar till arsenikväte hittills förelegat i ett föga utrett skick. Då denna fråga var av betydelse för vissa av de arbeten, med vilka förf. på uppdrag av Arsenikkommissionen varit sysselsatt under de senaste åren, har den upptagits till förnyad behandling. Det måste emellertid påpekas, att denna undersökning huvudsakligen företagits i praktiskt-analytiskt syfte, varför också försöksanordningen valts så, att detta syfte i främsta rummet tillgodosetts. Under arbetets gång har det emellertid visat sig, att den till behandling föreliggande uppgiften är ytterst komplicerad, särskilt därigenom, att katodmetallens ytbeskaffenhet i de flesta fall spelar en mycket stor roll. Fastän de i det följande meddelade resultaten vila på flera hundratal försök, kunna de av nyss angivna skäl i flera avseenden blott betraktas som orienterande. För en fullständig behandling av uppgiften skulle i själva verket fordrats en mycket bredare anlagd undersökning, delvis utförd med helt andra hjälpmedel än de, som stått till förfogande (jfr. sid. 22). Vad angår den punkt, som ansetts vara den viktigaste, nämligen frågan om de olika katodmaterialens praktiska användbarhet för ifrågavarande ändamål, torde emellertid de vunna resultaten kunna göra anspråk på att anses som definitiva.

Vid utförandet av föreliggande undersökning har förf. på ett synnerligen förtjänstfullt sätt biträttats av Fil. Kand. GÖSTA SJÖSTRÖM, som med stor skicklighet och omsorg utfört flertalet av de meddelade analyserna.

---



## II.

### Apparatur och metodik.

De vid dessa undersökningar använda elektrolysapparaterna voro av det slag, som förf. tidigare beskrivit<sup>28</sup>. Deras konstruktion framgår ur fig. 1 och 2. Den i fig. 1 avbildade apparaten är uteslutande avsedd för kvicksilver som

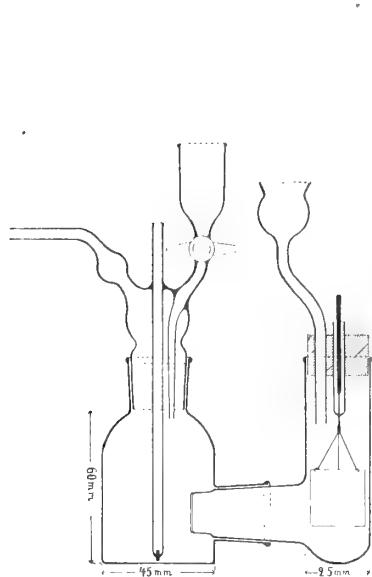


Fig. 1 (1/3).

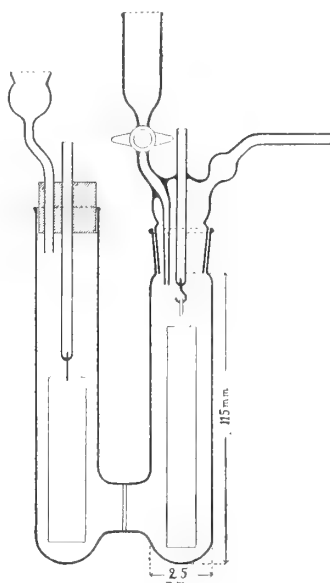


Fig. 2 (1/3).

katodmaterial; denna metall användes i sådan mängd, att den täcker katodrummets botten i ett sammanhängande skikt av 3—4 mm. höjd. Strömmen tillföres genom ett platinastift av 0,5—1 mm. tjocklek, insmält i det till katodrummets botten nående glaströret. Slipstället mellan katod- och anoddelen tätas med en vax-vaselineblandning av ganska fast konsistens, övriga slipställen blott med 10<sup>0</sup>/<sub>0</sub>-ig svavelsyra. Vid den andra apparaten består katoden av en metallstav eller -platta, som upphänges på den i katodrummet befintliga platinakroken, vilken även förmedlar strömtillförseln. Anoden bestod vid samtliga försök av ett platinableck. Som elektrolyt användes alltid 10<sup>0</sup>/<sub>0</sub>-ig svavelsyra (sp. v. 1.069). Under pågående elektrolys kyldes apparaterna alltid med rinnande vatten.

Vad som i främsta rummet skiljer dessa apparater från dem, som av andra forskare föreslagits för liknande ändamål, är diafragmats konstruktion. Vid förf:s apparater består diafragmat av en liten porös lerplatta (av samma material som de s. k. DANIELLEYlindrarna), vilken direkt fastsmälts vid apparatens glasvägg. Plattans tjocklek är c:a 1 mm., dess diameter c:a 15 mm. Innan en apparat av detta slag tages i bruk, måste man övertyga sig om, att diafragmat är fullkomligt tätt fastsmält vid glaset längs hela sin omkrets. För detta ändamål hålles vatten i apparaten, så att vattenytan i anodrummet står 3 à 4 cm. högre än i katodrummet. Om vätskeytan i anodrummet ej sjunker hastigare än omkr. 1 mm. i timmen, är apparaten direkt användbar. I motsatt fall kan den göras fullt brukbar på följande sätt: På den fullkomligt torra apparatens diafragma drypas från anodsidan 5 à 7 droppar 10%-igt isättikkollodium medelst ett glaströr. Genom långsam svängning av apparaten bringas kollodiet att i sammanhängande skikt

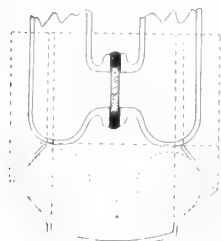


Fig. 3.

täcka såväl diafragmat som glasväggen närmast detsamma till ett par millimeters avstånd från diafragmats kant. Därpå fastspännes apparaten i ett stativ i sådant läge, att diafragmat ligger horisontellt. Efter 10 à 15 minuter hålles litet vatten ovanpå kollodiet. Vattnet ombytes ett par gånger under loppet av  $\frac{1}{2}$  timme, varefter apparaten ställes upprätt och ättiksyran fullständigt uttvättas. Det på nyss angivna sätt erhållna kollodiumöverdraget håller sig oförändrat under flera månaders daglig användning, om det blott ständigt hålles

fuktigt. Om det blivit skadat, kan det lätt utlösas med alkohol-eter och ett nytt anbringas. Apparater med väl insmälta lerplattor (utan kollodium) kunna användas 2 à 3 år, innan diafragmat skörnar och blir odugligt genom svavelsyrans inverkan. Dock tilltager diafragmats porositet ganska betydligt med tiden.

I några fall hava även använts apparater av en typ, som skiljer sig från den i fig. 2 avbildade därigenom, att diafragmat fästes genom kittning, bäst medelst »picein». Nedre delen av en dylik apparat visar fig. 3. Diafragmats fastkittning utföres på följande sätt: De noga planslipade glasytorna på de båda apparathalvornas sidotuber värmas och bestrykas tunt med picein. Diafragmats kant förses likaledes med en c:a 1 mm. bred beläggning av picein genom försiktig indoppning i det i en liten skål smälta kittet. Piceinbeläggningen på apparatens *katoddel* uppvärms därpå till smältning, och diafragmat fasttryckes i det smälta kittet, varpå den plana glasytan utanför diafragmats kant försiktigt belägges med kitt till ungefär samma tjocklek som diafragmats. Därefter hopsätts apparatens båda halvor och pressas mot varandra medelst den å fig. 3 angivna fjädrande klämmaren av 1 mm. tjock messingsplåt. Slutligen värmes försiktigt, så att piceinet fullständigt utfyller mellanrummet mellan de plana glasytorna utanför diafragmat. Dettas diameter bör blott med några få mm. överstiga öppningen i apparatens sidotuber.

I apparater av den sistnämnda typen hava såväl lerplattor som pergamentpappersmembraner kommit till användning.

Ett nödvändigt villkor för att en arsenikförenings elektrolytiska reduktion till arsenikväte skall försiggå kvantitativt är uppenbarligen, att föreningen i fråga under elektrolysen ej övergår till apparatens anodrum och därigenom undandrager sig reduktion. Den i katodrummet befintliga föreningens övergång till anodrummet betingas av två faktorer, nämligen dels diffusion, dels arsenikhaltiga anioners vandring i den negativa strömmens riktning. Vad diffusionen angår, kunna de av densamma förorsakade förlusterna väntas vara av samma storhetsordning, vare sig arseniken föreligger såsom syra eller syrlighet. Däremot måste överföringen genom anioners vandring huvudsakligen göra sig gällande vid elektrolys av arseniksyra, under det att denna effekt vid arseniksyrlighet kan väntas vara försvinnande liten på grund av sistnämnda förenings ytterst ringa elektrolytiska dissociation (detta dock blott under förutsättning, att inga komplexa anioner av arseniksyrlighet och sulfation förekomma i lösningen, en förutsättning, som av allt att döma torde vara uppfylld). Om båda faktorerna gäller tydligen, att deras inflytande minskas i samma mån, som arsenikföreningens koncentration i katodvätskan avtager. Man kan vidare vänta, att båda skola vara beroende av diafragmamaterialet.

Ifrågavarande felkällor synas ej tidigare hava blivit närmare studerade, blott CHAPMAN och LAW hava utfört några försök för att belysa effekten av arsenationernas vandring. Förf. har därför ansett det vara av vikt att skaffa material för bedömande av dessa felkällors inflytande under de valda arbetsbetingelserna.

För undersökning av de genom diffusion förorsakade förlusternas storlek förfors på följande sätt: Katodrummet till en apparat av den i fig. 2 eller 3 angivna typen beskickades med 5 ccm. av en lösning av arseniksyrlighet eller -syra, innehållande 1 mg. As/ccm., samt med 10<sup>0</sup>/o-ig svavelsyra till en totalvolym av 30 ccm., i anodrummet fylldes 10<sup>0</sup>/o-ig svavelsyra i sådan mängd, att vätskeytan här stod ungefär 3.5 cm. högre än i katodrummet (dessa vätskemängder överensstämma med de vid elektrolysförsöken vanligen använda). Vätskan i såväl katod- som anodrummet hölls i stark rörelse genom en omrörare, bestående av en  $\cap$ -formigt böjd glasstav, vars ändar utplattats till skivor av c:a 15 mm. diameter. Omröraren höjdes och sänktes medelst en elektromotor (1 slag på 2 sek.). Efter 1 timme uttogs vätskan ur anodrummet, och dess arsenikhalt bestämdes medelst en av förf. och G. Sjöström på annat ställe beskriven metod <sup>30</sup>. Härvid erhöles följande resultat:

Diafragma	mg As i anodvätskan	
	vid As <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	vid As <sub>2</sub> O <sub>5</sub>
Pergamentpapper .....	0.036	0.034
Lerplatta, insmält (gammal apparat) .....	0.008	0.008
Lerplatta, insmält, med kolloidiumöverdrag .....	0.006	0.004

Förlusten genom diffusion är således betydligt större vid en pergamentpappersmembran än vid ett lerdiafragma under för övrigt lika omständigheter. Det måste emellertid framhållas, att betingelserna för arsenikföreningens diffusion till

anodrummet voro betydligt gynnsammare vid de nyss anförda försöken än vid en verklig analys. Dels var nämligen omrörningen vida mer effektiv än vid en sådan, där den blott ombesörjes av de från elektroderna uppstigande gasblåsorna, dels — och detta är det viktigaste — var arsenikföreningens koncentration i katodrummet under diffusionsförsöken hela tiden praktiskt taget konstant, under det att den vid en elektrolys med lämpligt katodmaterial avtager mycket hastigt, så att den redan efter 10 à 15 minuter blott utgör några få procent av initialvärdet.

Under beaktande av det nyss sagda kommer man till den slutsatsen, att förlusterna genom diffusion i praktiken måste spela en mycket obetydlig roll, t. o. m. om en apparat med pergamentpappersdiafragma användes. Erfarenheten har också bekräftat denna slutsats (se t. ex. de å sid. 36 meddelade parallellserierna av analyser).

Vid bestämning av den genom ionvandring till anodrummet överförda arsenikmängden beskickades apparaterna på samma sätt som vid diffusionsförsöken, varefter elektrolyserades under en timme med en strömstyrka av 3 ampère. För att i möjligaste mån inskränka arsenikvätebildningen användes ett blankpolerat platinableck som katod. Alla försöken utfördes med arseniksyra. Den till anodrummet överförda arseniken bestämdes på ovan angivet sätt. Försöken gävo följande resultat:

Diafragma	mg As	
	såsom $H_3As$	i anodrummet
Pergamentpapper .....	0.168	0.182
Lerplatta, insmält (gammal), med kollodium .....	0.220	0.048
Lerplatta, inkittad (ny), utan kollodium .....	0.155	0.012

Såsom var att vänta, äro de av anionernas vandring betingade förlusterna vida större än de, som förorsakas av diffusionen, i synnerhet vid apparater med pergamentpappersdiafragma. Av de nyss anförda siffrorna framgår, att exakta resultat vid elektrolys av arseniksyra kunna väntas, endast om reduktionen försigår med så stor hastighet, att syrans koncentration i katodrummet redan på mycket kort tid sjunker till ett så ringa värde, att förlusten genom anionernas vandring blir försvinnande liten. Att detta villkor är uppfyllt vid användning av *kvicksilver*-katod, framgår ur det å sid. 33 anförda försöket, vilket visar, att av 20 mg. såsom arseniksyra införd arsenik 74 % redan under de första 10 minuterna reducerats till arsenikväte. Vid ett försök angående reduktion av arseniksyra (motsv. 5 mg. As) vid *bly*katod, då under loppet av 1 timme blott 58 % av syran reducerats till arsenikväte, visade det sig däremot, att anodvätskan innehöll 0.054 mg. As (lerdiafragma med kollodiumöverdrag).

Då diafragmat vid flertalet av de apparater, som använts av tidigare forskare på området, haft vida större yta i förhållande till katodvätskans volym än vad som är fallet vid förf:s apparater och därtill ofta bestått av olämpligt material, är det lätt förklarligt, att man ej lyckats erhålla kvantitativa resultat vid reduktion av arseniksyra, i synnerhet som man ej använt det för detta ändamål lämpligaste katodmaterialet.

En orsak — och sannolikt den viktigaste — till den påtagliga skillnaden mellan pergamentpappers- och lerdiafragmer i fråga om förmågan att försvåra arsenationernas övergång till anodrummet har man säkerligen att söka däri, att den »elektriska endosmosen» är betydligt starkare vid de senare än vid de förra. Så iaktogs t. ex. vid några försök, vid vilka vätskeytorna i katod- och anodrummen från början stodo lika högt och såväl katod- som anodgaserna hade fritt utlopp, att under  $\frac{1}{2}$  timmes elektrolys med 3 amp. en nivåffärens av omkr. 1 cm. uppstod i en apparat med ny, inkittad lerplatta; i en äldre apparat med kolloidumbelagt lerdiafragma blev differensen något mindre; och ännu mindre — fastän fortfarande fullt tydlig — var den i en apparat med pergamentpappersdiafragma. I alla fallen steg vätskan i katodrummet.

Vid elektrolys av 10%-ig svavelsyra med så hög strömtäthet å katoden, som måste användas för ifrågavarande ändamål, bildas alltid ett spår vätesvavla. Mängden av denna gas varierar emellertid mycket starkt med katodmaterialet och är även i hög grad beroende av dettas ytbeskaffenhet. Bland alla undersökta katodmaterial ger kvicksilver den svagaste vätesvavleutvecklingen\*, järn den starkaste. Nyetsade blykatoder giva nästan alltid stark vätesvavleutveckling, men denna avtager alltid, då de använts några gånger. Det må emellertid påpekas, att det även i de fall, då vätesvavleutvecklingen ovan betecknats såsom »stark», dock blott rör sig om spår av denna gas.

För absorption av vätesvavlan har det visat sig vara lämpligast att låta den ur katodrummet utträdande gasen passera ett rör av den i fig. 4 angivna formen, innehållande en i sicksack viken remsa av blyacetatpapper (Grycksbo filtrerpapper nr 00, indränkt med möjligast neutral, 30%-ig blyacetatlösning och lufttorkat). Detta rör förbindes medelst en kautschukslang med elektrolysapparatus gasavledningsrör på sådant sätt, att rörens ändar beröra varandra.

Fig. 4 ( $\frac{1}{2}$ ).

RECKLEBEN, LOCKEMANN och ECKHARDT<sup>34</sup> hava funnit, att arsenikväte, tvärt emot äldre forskares uppgifter, hastigt reagerar med såväl neutrala som alkaliska blysaltlösningar. På grund härav kunde befaras, att en del av arsenikvätet skulle sönderdelas vid passagen över blyacetatpapperet. Emellertid föreligger enligt förf:s erfarenhet ingen risk för förlust av denna anledning, därest arsenikvätet är tillräckligt starkt utspädd med vätgas\*\*. (De nyss nämnda författarnas försök utfördes

\* KLASON<sup>15</sup> yttrar med anledning av det av förf. lämnade första meddelandet om användning av kvicksilverkatod för reduktion av arseniksyra: »En svaghet är möjligen, att genom denna kraftigare reduktion även spår av svavelsvete kunna bildas . . .». Av det ovan anförda framgår emellertid, att denna svaghet vidlåder alla andra katodmaterial i vida högre grad än kvicksilver.

\*\* Mot en passus i min uppsats »Kvantitativ bestämning av små arsenikmängder»<sup>29</sup> har KLASON<sup>15</sup> anmärkt, att »det är en liten motsägelse, då blypapper föreskrives men cellulosa förbjödes i torkröret». Jag begagnar tillfället att påpeka, att alls ingen motsägelse föreligger. Då jag på ifrågavarande ställe sagt, att »bomull eller glasull ej får användas i torkröret», har jag naturligtvis menat, att man varken bör (enligt BERTRANDS<sup>3</sup> förslag) fylla hela torkröret med bomull, eller jämte torkmedlet placera stora proppar av glas- eller bomull i detsamma (såsom ännu tillrådes i många

med en gas, som innehöll 16 vol%  $H_3As$ .) Blott då arsenikvätets koncentration i gasen varit betydlig, t. ex. vid reduktion av större mängd arseniksyrlighet vid kvicksilverkatod, har en plötslig svärtning av blyacetatpapperet iakttagits omedelbart efter arseniklösningens införande i apparaten. Detta kunde emellertid undvikas därigenom, att arseniklösningen infördes långsamt, så att katodgasens arsenikvätehalt ej blev för hög (jfr. sid. 34 och 36). Även i de fall, då reaktion mellan arsenikvätet och blyacetatet uppenbarligen ägt rum och papperet blivit alldeles svart, hava de i papperet kvarhållna arsenikkvantiteterna emellertid visat sig vara helt små, vilket konstaterats medelst en på annat ställe beskriven mikrometod<sup>29</sup>. Den största iakttagna mängden (vid elektrolys av omkr. 28 mg.  $As_2O_3$ ) har varit 0.022 mg. As; ofta hava helt svärtade blypapper blott innehållit några tusendels mg. As.

Förf. anser sig emellertid böra uttryckligen påpeka, att de ovan lämnade uppgifterna om relativt stark vätesvavleutveckling vid vissa elektroder ej bero på förväxling av en genom sönderdelning av arsenikväte föranledd mörkfärgning av blyacetatpapperet med den av vätesvavla förorsakade. I alla de fall, då möjlighet för en dylik förväxling kunnat anses föreligga, hava nämligen kontrollförsök utan närvaro av arsenik i elektrolysapparaten blivit utförda.

Så snart den arsenikmängd, som skall bestämmas, uppgår till eller överstiger 10 mg., kan man emellertid utelämnat blyacetatpapperet, enär de små kvantiteter vätesvavla, som även i ogynnsammaste fall bildas, då ej längre märkbart inverka på analysresultatet.

För bestämning av det vid elektrolysen bildade arsenikvätet har förf. i likhet med HERTZ absorberat gasen i jodlösning. I motsats till denne har förf. emellertid vid återtitrering av överskott av jodlösning använt arseniksyrlighetslösning i st. f. tiosulfat (jfr. sid. 5). Då den av HERTZ begagnade anordningen för gasens absorption (två stycken LUNGEs tiokulrör) förefallit allt för klumpig, har förf. konstruerat ett par absorptionsapparater, som visat sig medgiva ett såväl bekvämt som ytterst noggrant arbete.

För absorption av mindre mängder arsenikväte (motsvarande högst 5 mg. As) har den i fig. 5 avbildade apparaten använts. Själva kolven beskickas

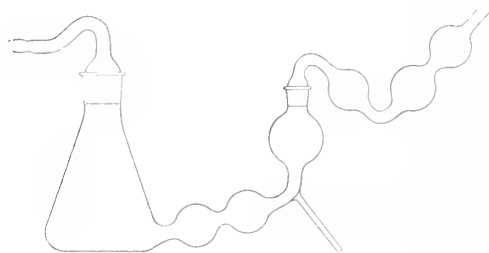


Fig. 5 ( $1/3$ ).

beskrivningar av det MARSH-ska provets utförande, fastän LOCKEMANN<sup>19</sup> visat, att dessa ämnen kunna inleda arsenikvätets sönderdelning, då de en längre tid lämnas i beröring med gasen). Men det är uppenbarligen en väsentlig skillnad mellan å ena sidan en i en *trång* del av torkröret placerad *kort* rulle eller remsa av filterpapper, som erbjuder den *hastigt* förbipasserande gasen en liten beröringsyta, och å andra sidan en stor bomullssudd, inskjuten i torkrörets *vidaste* del, där den *långsamt* strömmande gasen under en relativt lång tid lämnas i beröring med en mycket stor yta av fint fördelad cellulosa.

med jodlösning (10 à 12 ccm.; om mindre mängd erfordras, tillsättes vatten, så att totalvolymen blir c:a 10 ccm.), det mindre kulröret med arseniksyrlighetslösning (0.8 à 1 ccm.). Slipställena tätas blott med en droppe vatten; fett får naturligtvis ej användas! Apparaten förbindes medelst en kautschukslang med det ovannämnda röret med blyacetatpapper, så att rörändarna beröra varandra. Den fästes i ett stativ på sådant sätt, att man genom att giva den lämplig lutning kan uppnå, att alla de tre nedersta kulorna fyllas med jodlösning i lagom mängd. Efter slutad elektrolys låter man några droppar jodlösning ur byretten flyta ned längs insidan av den inslipade huyen (tilledningsrörets böjning förhindrar förlust av jodlösning under denna operation) för att lossa ett i densamma eventuellt befintligt tunt anflog av metallisk arsenik, varefter jodlösningen försiktigt spolas ned i kolven. På liknande sätt lossas den hinna av arsenik, som vanligen avsatt sig på kolvens vägg\*. Sedan slutes apparaten åter med den inslipade huyen och får stå, tills alla arsenikpartiklar upplösts (detta sker i regel på några få minuter, skulle

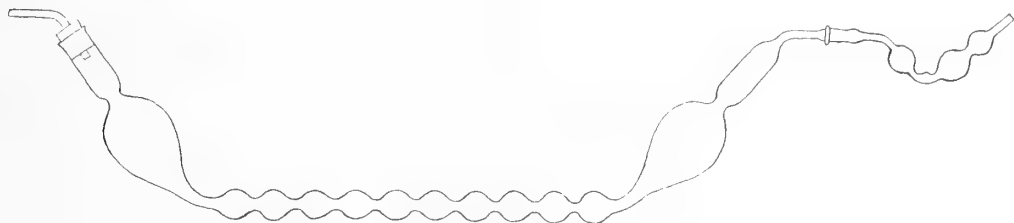


Fig. 6 (1/5).

upplösningen fordra längre tid, ställes apparaten i mörker och omskakas då och då). Därpå spolas det mindre kulrörets innehåll omsorgsfullt ned i kolven, bikarbonat- och stärkelselösning tillsätts, och sluttitreringen sker direkt i apparaten, varvid man genom att luta den fram och tillbaka sörjer för fullständig omblandning av innehållet.

Vid bestämning av större mängder arsenikväte (motsvarande upp till 50 mg. As) har använts den i fig. 6 återgivna apparaten, vilken består av ett EKMANS kulrör, genom inslipning förbundet med ett WILLS rör; slipstället hålles ihop medelst en fjädrande klämmare av messingsbleck. Det större kulröret beskickas med jodlösning (30 à 50 ccm.), det mindre med arseniksyrlighetslösning (1.5 à 2 ccm.). Efter slutad elektrolys utspolas båda rörens innehåll i en bägare, i vilken sluttitreringen företages.

Vad angår den mängd jodlösning, som bör användas i absorptionsapparaten för fullständigt kvarhållande av en viss mängd arsenikväte, så är att märka, att denna förening, så länge lösningen är sur av det vid reaktionen bildade jodvätet, ej fullständigt oxideras ända till arseniksyra, utan delvis blott till arseniksyrlighet.

\* Det är av vikt, att absorptionsapparaterna ständigt hållas fettfria. I motsatt fall avsätta sig större mängder arsenik, vilka blott med svårighet kunna lossas från glaset.



Förf. har sålunda funnit det fullt tillräckligt att för absorption av en mot 5 mg. As svarande mängd arsenikväte använda 10.1 ccm. n/20 jodlösning och för en mot 50 mg. As svarande mängd 51 ccm. n/10 jodlösning (för fullständig oxidation till arseniksyra erfordras 10.67 ccm. n/20, resp. 53.36 ccm. n/10 jodlösning. Härur kunde hämtas ännu ett bevis (om ett sådant vore av nöden!) för oriktigheten av RECKLEBEN och LOCKEMANN'S<sup>33</sup> påstående, att arsenikväte av från början neutral jodlösning fullständigt oxideras till arseniksyra, en uppgift, som motstrider, vad som är säkert känt<sup>54,55</sup> angående läget av jämvikten.



Då det är av vikt, att gastrycket i elektrolysapparatusens katodrum ej överstiger det rådande lufttrycket (i motsatt fall skulle katodvätska pressas genom diafragmat ut i anodrummet), måste det motstånd, som absorptionsapparaterna erbjuda gasströmmen, kompenseras. För detta ändamål har den i fig. 7 avbildade enkla tryckregulatorn kommit till användning. Det ena av dennas båda böjda rör förbindes med en vattenstrålpump, det andra med absorptionsapparaten. Genom förskjutning av det raka röret kan man lätt inställa det undertryck, som fordras för kompensation av motståndet i absorptionsapparaten. Denna inställning göres naturligtvis, innan den sistnämnda förbindes med elektrolysapparaten, varvid slangen mellan tryckregulatorn och absorptionsapparaten lämpligen strypes med en skruvklämkran, som sedan borttages. För att spara sig besväret med upprepade inställningar kan man förse tryckregulatorn med märken, som angiva de för olika absorptionsapparater erforderliga lägena av det förskjutbara röret. Om ledningen mellan tryckregulatorn och vattenstrålpumpen förses med skruvklämkran, kunna två eller tre tryckregulatorer anslutas till en och samma pump, även om man samtidigt arbetar med absorptionsapparater med mycket olika motstånd.

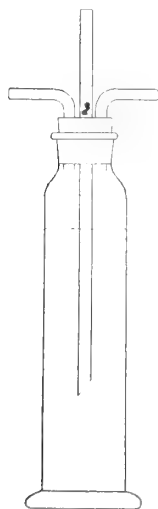


Fig. 7 (1/4).

För att hastigt kunna avgöra, huruvida katodvätskan efter slutad elektrolys var arsenikfri, har förf. med fördel begagnat sig av »GUTZEITS prov», närmast i den av HEFTI angivna modifikation. Fig. 8 visar den härvid använda apparaten. I det böjda röret (inre diam. 6 mm.) inskjutes litet torr bomull, varefter en med 5%-ig kvicksilverkloridlösning indränkt och i exsiccator torkad rund filterpappersskiva lägges på rörets planslipade övre ände, mot vilken den pressas medelst det yttre glasröret, vars övre kant är något inåtböjd. Den lilla apparaten förbindes medelst en tjockväggig kautschukslang med det rör, som innehåller blyacetatpapperet. Vid elektrolys med 3 amp. under 10 à 15 min. ger sig ännu 0.001 mg. As till känna genom en svag gulfärgning av kvicksilverkloridpapperets undersida.

Genom »framkallning» med utsp. ammoniak kunna t. o. m. ännu mindre arsenikmängder påvisas (grå fläck på papperet).

För arsenikvätets bestämning hava i allmänhet använts n/20 jod- och arseniksyrlighetslösningar. Då reaktionen mellan arsenikväte och jod vid lämplig reglering av väteionkoncentrationen försiggår enligt bruttoformeln



motsvarar 1 ccm. n/20 jodlösning 0.4685 mg. As. Under förutsättning att titreringen kan utföras med en noggrannhet av  $\pm 0.01$  ccm. och att kvantitativ reduktion till arsenikväte äger rum, skulle alltså redan 5 mg. As på detta sätt kunna bestämmas med en noggrannhet av  $\pm 0.1\%$  (d. v. s.  $\pm 0.005$  mg). Resultaten visa, att denna grad av precision i själva verket kan uppnås vid bestämning av nämnda kvantitet. Ökning av arsenikmängden medför däremot ej en motsvarande ökning av den procentiska noggrannheten, detta dels på grund av de oundvikliga felen vid avmätning av större vätskemängder (redan 20 mg. As motsvara 42.69 ccm. n/20 jodlösning), dels på grund av svårigheten att kvantitativt reducera större mängder arseniksyrlighet eller -syra till arsenikväte. Blott vid användning av kvicksilverkatod kan reduktionen av arseniksyra (ej -syrlighet) i mängder, motsvarande 50 mg. As, genomföras kvantitativt. Då arsenikmängden överstigit 20 mg., hava n/10 titrerlösningar begagnats. Enär 50 mg. As motsvara 53.36 ccm n/10 jodlösning, måste nämnda arsenikkvantitet redan av titreringstekniska skäl anses som maximum för ifrågakvarande analysmetod.

Den arseniksyrlighet, som använts såväl för beredning av titrerlösningar som för framställning av de för analys avsedda lösningarna, var Kahlbaums preparat »zur Analyse mit Garantieschein». Då detta emellertid var förorenat av glassplitrör och arsenikseskvisulfid, renades det genom omkristallisation först ur varm saltsyra under tillsats av litet salpetersyra, därpå upprepade gånger ur kokande vatten, varefter det torkades i vacuumexsiccator.

Vid beredning av arsenitlösningar förfors alltid så, att den i en liten glasskål avvägda arseniksyrligheten upplöstes i skålen medelst natronhydrat (Mercks »Natrium hydric. e natrio»). Sedan lösningen nedspolats i en mätkolv och ett spår fenoltalein tillsatts, gjordes vätskan starkt sur med svavelsyra, varpå kaliumbikarbonat tillsattes i nödig mängd. För undvikande av fel, härrörande från oxidation genom luftens inverkan eller upptagande av arsenik ur förvaringskärllets glasmassa\*, användes arsenitlösningarna aldrig under längre tid än högst en vecka efter beredningen.

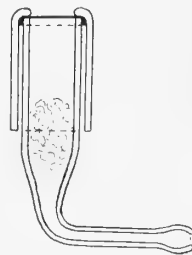


Fig. 8 ( $\frac{1}{1}$ ).

\* Bikarbonathaltiga arseniklösningar, som genom förlust av kolsyra antagit svagt alkalisk reaktion, utlösa betydliga mängder arsenik ur glas. Den upptagna arseniken föreligger alltid såsom arsenat och föranleder således ingen förändring av arsenitlösningens jodtiter, men gör naturligtvis lösningen oanvändbar såsom analysobjekt.

Arseniksyrelösningarna framställdes genom upplösning av avvägd mängd arseniksyrlighet i arsenikfri salpetersyra samt 4 à 5 ggr upprepade avdunstning till torrhet på vattenbad efter tillsats av vatten. Lösningarna prövades alltid på arseniksyrlighet, men ständigt med negativt resultat (jfr. KLASON och KÖHLERS uppgift<sup>16</sup>, att salpetersyra vid frånvaro av saltsyra ej förmår fullständigt oxidera arseniksyrlighet till syra!).

Jodlösningarna (n/10 och n/20) innehöllo 20 gr jodkalium pr liter. Deras titer kontrollerades minst varannan dag medelst arsenitlösning.

De såsom analysobjekt använda lösningarna av arseniksyra eller -syrlighet innehöllo 1, 2.5, 5 eller 10 mg As/ccm med en fellatitud av högst 0.05 % (under beaktande av lösningarnas temperatur).

Alla mätkolvar, pipetter och byretter voro med yttersta omsorg kontrollerade, resp. kalibrerade genom utvägning med vatten. Byretterna rymde blott 10 ccm vid en skallängd av 22—24 cm och tilläto sålunda fullt säker skattning av 0.01 ccm. Större volymer av titrerlösningarna än 10 ccm avmättes alltid med pipett.

Såsom buffert för reglering av väteionkoncentrationen vid titreringarna användes alltid kaliumbikarbonat i form av vid rumstemperatur med såväl bikarbonat som kolsyra mättad lösning. Buffertlösningen tillsattes successivt, omväxlande med jodlösningen, tills en bestående, ytterst svag blåfärgning erhöles, som ej försvann vid tillsats av ytterligare 10 à 20 droppar bikarbonatlösning. Om nödigt, tillsattes även litet saltsyra, så att vätskan under titreringen var mättad med kolsyra (jfr. WASHBURN<sup>54</sup>).

Genom ett antal blindförsök har det konstaterats, att den av vätgasströmmen medförda jodången praktiskt taget fullständigt kvarhåles av arsenitlösningen i absorptionsapparatus mindre kulrör, samt att inga nämnvärda förluster uppstå vid apparatus utspolning. Några av dessa försök må här anföras (katod: kvicksilver, strömstyrka: 3 amp., tid: 1 timme). Under »m» finner man förhållandet mellan de volymer arsenit- och jodlösning, som motsvarade varandra enligt en omedelbart före blindförsöket utförd bestämning, under »As<sub>2</sub>O<sub>3</sub>» och »J, obs.» de vid blindförsöket förbrukade volymerna arsenit- och jodlösning samt under »J, ber.» den volym jodlösning, som enligt beräkning skulle motsvarat den vid blindförsöket förbrukade mängden arsenitlösning (n/20).

Nr.	m	As <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	J, obs.	J, ber.
1	1.0125	9.84	9.72	9.72
2	1.0125	9.72	9.59	9.60
3	1.0140	10.16	10.03	10.02
4	1.0136	26.53	26.19	26.17

Vid försöken nr. 1—3 användes den mindre absorptionsapparaten (fig. 5) och gasen passerade blyacetatpapper, vid nr. 4 begagnades det större kulröret (fig. 6)

och blypapperet utelämnades. De meddelade siffrorna visa, att jodförlusten ej överskrider 0.1 % (se även sid. 21).

Vid de komparativa undersökningarna angående katodmaterialets inflytande på reduktionen, vid vilka det uppenbarligen var av stor vikt att ständigt arbeta under möjligast överensstämmande betingelser, förfors på följande sätt: Elektrolysapparatus katoddel försågs med ett ringmärke, motsvarande en vätskevolym av 30 ccm (vid insänkt katod). Katodrummet fylldes till något mera än hälften med 10%-ig svavelsyra, anodrummet med samma syra till omkr. 3 cm över ringmärket. Katod och anod anbragtes på sina resp. platser\*, absorptionsapparaten tillkopplades, vattenstrålpumpen sattes i gång och omedelbart därefter slöts strömmen och inreglerades på 3 amp. Därpå avmättes arseniklösningen medelst pipett i elektrolysapparatus krantratt. 30 sek. före den tidpunkt, som noterades som försökets början, öppnades kranen, så att arseniklösningen hastigt rann ned i katodrummet. Tratten utspolades upprepade gånger med 10%-ig svavelsyra, så att katodvätskans yta kom att befinna sig just vid ringmärket. Införaudet av arseniklösningen och den första portionen tvättvätska fordrade omkr. 30 sek., de följande utspolningarna samt inställningen av vätskeytan på märket togo ytterligare ungefär en minut i anspråk. Sedan elektrolysen pågått bestämd tid (60 min. vid arseniksyra, 15 min. vid arseniksyrlighet), varunder strömstyrkan medelst ett reglermotstånd ständigt hölls vid  $3.00 \pm 0.05$  amp., avbröts strömmen. För absorption av i apparaternas gasrum befintligt arsenikväte fylldes nu katodrummet genom krantratten med vatten till något över trattens utströmningsspets, varefter kranen öppnades helt och en långsam luftström sögs genom apparaterna under 5 minuter (härvid stryptes slangen mellan tryckregulator och absorptionsapparat medelst en skruvklämkan). Då vid arbete med zinkkatod möjligheten av även efter strömbrottet fortsatt arsenikvätebildning förelåg, modifierades i detta fall den sist beskrivna operationen sålunda, att katodrummet möjligast hastigt fylldes helt och hållet med vatten, varpå absorptionsapparaten fränkopplades och luft under några minuter sögs genom densamma.

Vid de egentliga analyserna (Avd. IV) var arbetssättet i huvudsak det samma, som nyss beskrivits, utom att arseniklösningen tillfördes långsammare och att genomledandet av luft efter elektrolysens slut uraktläts. Vid dessa försök räknades tiden (i regel 1 timme) från den punkt, då den sista portionen sköljvätska indroppat i apparaten.

Man bör aldrig tillföra arseniklösningen, förr än elektrolysen pågått åtminstone 5 minuter, så att luften utdrivits ur katodrummet, och absorptionsapparatus övre

---

\* Sedan katoden upphängts på platinakroken, fuktades alltid beröringsstället mellan de båda metallerna med en droppe svavelsyra för undvikande av gnistbildning och därav föranledd explosion av den under de första minuterna av elektrolysen i katodrummet befintliga knallluften. Detta konsgrepp har visat sig mycket effektivt: fastän bortåt 300 elektrolyser utförts, har explosion blott en enda gång inträffat.

del blivit fri från jodånga. I motsatt fall avsätter sig ofta metallisk arsenik i absorptionsapparatusens tilledningsrör.

Vidare är det av vikt att tillse, att absorptionsapparatusens motstånd är så fullständigt kompenserat (resp. överkompenserat) genom tryckregulatorn, att vätskeytan i katodrummet ej sjunker, utan hellre stiger något under loppet av elektrolysen.

---



### III.

#### Komparativa undersökningar angående katodmateriallets inflytande.

Såsom framgår ur den förut meddelade litteraturöversikten, äro alla tidigare publicerade undersökningar av katodmateriallets inflytande på den elektrolytiska reduktionen av arsenikens syreföreningar utförda med mycket små arsenikkvantiteter och medelst en metodik, som särskilt i fråga om det bildade arsenikvätets bestämning måste betecknas som mer eller mindre bristfällig (jfr. sid. 4, 5). Sedan vi genom ett stort antal bestämningar med kvicksilver som katodmaterial övertygat oss om tillförlitligheten av den ovan beskrivna metoden för arsenikvätets absorption och bestämning, beslöto vi oss för att använda densamma även vid de komparativa undersökningarna av andra katodmaterial. En nödvändig förutsättning för dess brukbarhet för detta ändamål var emellertid, att den vid frånvaro av arsenik utvecklade vätgasen ej innehöll några jodreducerande ämnen (t. ex. kolväten), vilka ej kvarhöllas av blyacetatpapperet. MAI och HURT uppgiva sig hava funnit, att katoder av såväl zink som åtskilliga slag av handelsbly vid elektrolys avgiva kolväten, som reducera silvernitratlösning. Nedan anförda blindförsök med ett antal olika metaller visa emellertid, att en felkälla av nyssnämnda art ej förefinnes. Vid dessa försök pågick elektrolysen  $\frac{1}{2}$  timme, utom vid bly- och järnkatoderna, där tiden var 1 timme. Strömstyrkan var alltid 3 amp. Beteckningarna äro de samma som å sid. 18.

Katodmaterial	m	As <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	J, obs.	J, ber.
Cu	1.006	5.07	5.05	5.04
Fe	1.008	9.98	9.90	9.90
Ni	1.006	5.10	5.08	5.07
Pb	1.012	9.67	9.55	9.55
Sn	1.006	5.07	5.04	5.04
Zn	1.006	5.05	5.03	5.02

De vid dessa försök använda bly-, järn- och nickelelektroderna bestodo av vanliga handelssorter av dessa metaller, de övriga av rent material.

Samtliga nedan anförda komparativa försök äro utförda med 5 mg arsenik (såsom syra eller syrlighet). Denna mängd har valts därför, att den å ena sidan tillåter ett bekvämare och snabbare arbetssätt, än vad som är fallet vid större mängder, men å andra sidan medger bestämning av det bildade arsenikvätet med för ändamålet mer än tillräcklig noggrannhet.

Enär det visat sig, att elektrolysapparaternas form och dimensioner samt i synnerhet diafragmats läge och beskaffenhet i någon mån influera på resultaten, särskilt vid arbete med arseniksyra, hava för samtliga i det följande meddelade komparativa försök (utom för de med kvicksilverkatod utförda) använts två stycken möjligast lika apparater av den i fig. 2 angivna typen, försedda med insmält lerdiafragma med kolloidumöverdrag. Varje särskild katod användes omväxlande i båda apparaterna. Det medges villigt, att denna apparattyp ur teoretisk synpunkt ingalunda är den lämpligaste för undersökningar av ifrågavarande slag, särskilt av det skäl, att strömlinierne på grund av apparatens bristande symmetri hava sådan form, att strömtätheten ej blir konstant över hela katodytan. Men då, såsom förut framhållits, denna undersökning företagits huvudsakligen med praktiskt-analytiskt syfte, och då de symmetriskt byggda apparaterna äro i praktiken avgjort underlägsna den här begagnade typen, torde den valda försöksanordningen kunna anses fullt motiverad.

Tydligen skulle dessa undersökningars värde ur teoretisk synpunkt hava väsentligt ökats, om ständiga mätningar av katodpotentialen under elektrolyserna kunnat företagas. Emellertid har den härför erforderliga apparaturen (se TAFEL <sup>39</sup>, RUSSE <sup>35</sup>) ej stått till förfogande, och den hade f. ö. blott med stor svårighet kunnat apteras till de använda elektrolysapparaterna.

De vid dessa försök använda katoderna voro i de flesta fall cylindriska stavar av 6 mm diameter, vilka i övre delen avfilats till en 1.5 å 2 mm tjock tunga, försedd med ett hål för elektrodens upphängning på elektrolysapparatens platinakrok \*. (Zink-, järn- och kadmiumelektroderne upphängdes dock vanligen medelst en i en skåra omkring elektrodens övre del anbragt slinga av platinatråd.) I några fall användes dock även prismatiska katoder, utklippta ur 2-mm tjock plåt. Dessas bredd var 7.5 mm, vadan tvärsnittets omkrets blev 19.0 mm, således i det närmaste lika med de cylindriska elektroderne (18.8 mm). Undantagsvis begagnades katoder, bestående av c:a 0.1 mm tjockt bleck, böjt kring en glasstav av 5.8 mm. diameter och fastkittat vid densamma medelst picein. De cylindriska bly-, tenn- och kadmiumelektroderne götos på så sätt, att den i en oglaserad porslinsdegel smälta metallen uppsögs i ett förvärint rör av bömiskt glas. (Om temperaturen var för hög, voro de på detta sätt erhållna blystängerna överdragna med ett tunt lager av blysilikat, vilket emellertid lätt kunde avlägsnas genom omväxlande behandling med natronlut och saltsyra.) Vid den mekaniska bearbetningen av elektroderne vid-

---

\* Den i fig. 2 avbildade katoden är en plåt med halvcirkelformigt tvärsnitt; denna elektrodtyp användes ej vid här ifrågavarande försök.

togos alla försiktighetsmått för undvikande av förorening med främmande metaller. Samma fil användes aldrig för bearbetning av elektroder av olika metaller.

Katoderna upphängdes alltid så, att de till en längd av 70 mm voro nedsänkta i elektrolyten. Beröringsytan mellan katod och elektrolyt var sålunda 13.4 cm<sup>2</sup>. Då strömstyrkan alltid var  $3.00 \pm 0.05$  amp., skulle således strömtätheten hava varit 0.22 amp./cm.<sup>2</sup>, därest den varit konstant över katodens hela yta, vilket emellertid, såsom ovan påpekats, ej var fallet. De komparativa försöken med kvicksilverkatod utfördes i en apparat av den i fig. 1 avbildade formen med en inre diameter av 4.2 cm i katodrummet. Beröringsytan mellan katod och elektrolyt var sålunda i detta fall 13.9 cm<sup>2</sup>, alltså ungefär lika stor som vid de fasta metallerna. Systematiska undersökningar angående strömtäthetens inflytande hava visserligen ej utförts, men resultaten av några få försök med katoder av samma material men olika storlek och form syntes visa, att mindre variationer av strömtätheten influera vida mindre än förändringar av katodens ytbeskaffenhet (jfr. THOMSON, sid. 7, noten).

Såväl CHAPMAN och LAW som THOMSON omnämna svårigheten att erhålla reproducerbara resultat trots skenbart lika behandling av katoden. Icke desto mindre tyckas de hava nöjt sig med ett fåtal försök med varje elektrodmaterial och torde ej hava observerat, i vilken förvånande hög grad katodens ytbeskaffenhet vid flera metaller influerar på resultaten, särskilt vid reduktion av arseniksyra. Redan vid de första försöken ådrog sig emellertid detta fenomen förf:s uppmärksamhet, vilket hade till följd, att stor vikt lades vid att i möjligaste mån variera behandlingen av de såsom katoder använda metallernas ytor. De flesta här undersökta metaller kommo därför till användning dels smärglade, dels etsade, dels polerade, dels — då det var möjligt — »formerade». Då det visat sig nära nog omöjligt att trots skenbart fullt likartad behandling av katodens yta erhålla reproducerbara resultat, utfördes i regel ett flertal bestämningar för vart och ett av de nyss angivna behandlingssätten.

Prepareringen av katodernas ytor utfördes på följande sätt: *Smärglingen* bestod i metallens avputsning med tämligen grov smärgelduk. *Etsningen* skedde genom behandling med syror (se närmare de speciella uppgifterna nedan). *Poleringen* åstadkoms alltid genom den förut etsade metallytans gnidning med en glasstav, tills ytan blev spegelblank (blott vid bly lyckades det ej alltid att på detta sätt få fullt speglande yta). »*Formeringen*» \* bestod däri, att elektroden gjordes omväxlande till anod och katod i en lämpligt vald elektrolyt (se nedan), varvid den andra elektroden alltid utgjordes av ett annat stycke av samma metall. Vid platina ersattes den typiska formeringen av galvanisk platinering.

Rörande de olika katodmaterialens proveniens och behandling må f. ö. följande speciella uppgifter lämnas.

*Bly.* Av denna metall hava tre olika preparat kommit till användning, vilka i det följande betecknas med Pb I, Pb II och Pb III. Pb I var »Blei Kahlbaum»,

---

\* För korthets skull användes detta från behandlingen av accumulatorplattor lånade uttryck.

Pb II var ett ur omkristalliserat blyacetat genom reduktion med lysgas (80 % vedgas, 20 % stenkolsgas) framställt preparat, Pb III var vanlig handelsvara (plåt). De båda förstnämnda götos i cylinderform, det sistnämnda användes i prismatisk form (jfr. sid. 22). Etsningen utfördes genom elektrodernas behandling först med varm natronlut, därpå med varm, starkt utspädd salpetersyra. Formeringen företogs i 10%-ig svavelsyra med 0.05—0.1 amp.; den fortsattes vanligen flera dygn med ofta upprepad polväxling. Den slutliga reduktionen av den anodiskt polariserade elektroden skedde i en med lerdiafragma försedd apparat. Försök, vid vilka superoxiden reducerades i själva elektrolysapparaten omedelbart före arseniklösningens införande (jfr. TAFEL<sup>38</sup>), gävo dåliga resultat.

*Järn.* Vanligt mjukt smidesjärn i form av tråd av 6 mm diam. Etsades med saltsyra (lika vol. vatten och syra av sp. v. 1.19).

*Kadmium.* Cylindrisk elektrod, gjuten av »Kadmium Kahlbaum». Etsning med utsp. salpetersyra.

*Koppar.* Cu I var elektrolytkoppar i cylinderform, Cu II var en prismatisk elektrod av vanlig kopparplåt (2 mm tjock). Etsningen företogs med varm utsp. salpetersyra, formeringen i 10%-ig lösning av Mercks »Natrium hydric. e natrio» med 0.02—0.05 amp.

*Kvikksilver.* Metallen renades genom destillation i den av HULETT angivna apparaten (se OSTWALD-LUTHER<sup>25</sup>). Detta sätt att rena kvikksilver lämnar i fråga om såväl bekvämlighet som effektivitet intet övrigt att önska och är vida att föredraga framför andra föreslagna reningsmetoder.

*Nickel.* Prismatiska elektroder av nickelbleck (renaste handelsvara). Etsning med varm utsp. salpetersyra, formering i en lösning av natron och klorkalium med 0.02—0.05 amp. (fortsatt flera dygn med ofta upprepat polombyte).

*Platina.* Den vid samtliga försök med denna metall använda katoden bestod av ett 0.1 mm tjockt bleck, böjt i cylinderform kring en glasstav av 5.8 mm diameter och fastkittat vid densamma med picein. I stället för formering trädde i detta fall överdragning med platinasvart genom elektrolys i en lösning av ren platinaklorvätesyra, försatt med något myrsyra (se OSTWALD-LUTHER<sup>25</sup>). För avlägsnande av eventuellt adsorberad arseniksyra eller -syrlighet tvättades den platinerade elektroden efter varje analys omsorgsfullt först med rinnande vattenledningsvatten under flera timmar, därpå med dest. vatten. Genom GUTZEITS prov (jfr. sid. 16) konstaterades, att elektroden var arsenikfri.

*Silver.* Cylindriska elektroder av finsilver från Nordiska Affineriet i Hälsingborg, innehållande svaga spår av koppar och järn. Etsningen skedde med varm utsp. salpetersyra, formeringen i utsp. saltsyra med 0.02—0.05 amp.

*Tenn.* Cylindriska elektroder, gjutna av metall, som utfällts galvaniskt ur en saltsur lösning av Kahlbaums »Zinnchlorür zur Analyse». Etsades med saltsyra av sp. v. 1.19.

*Zink.* Mercks renaste zink i stavform (6 mm diam.). Nya elektroder etsades med konc. saltsyra, redan använda med utsp. salt- eller svavelsyra.

### A. Reduktion av arseniksyra.

Sättet för undersökningarnas utförande har redan förut beskrivits (sid. 19). Här må blott erinras om, att den vid varje försök använda arseniksyrans mängd motsvarade 5.00 mg As, att strömstyrkan var  $3.00 \pm 0.05$  amp. och att varje elektrolys pågick 60 minuter. Sannolikt skulle olikheten mellan de olika katodmaterialens reduktionseffekt hava framträtt tydligare, om tiden för elektrolysen valts kortare. Möjligen skulle det i så fall även varit lättare att erhålla reproducerbara värden (katodernas ytbeskaffenhet ändras nämligen alltid mer eller mindre under elektrolysen). Men då det i första hand avsågs att konstatera de olika elektrodernas praktiska användbarhet för reduktion av arseniksyra, valdes för dessa försök den längsta tid, som med hänsyn till förlusten genom arsenationers vandring kunde anses tillåten (jfr. sid. 12).

Till belysning av reduktionens beroende av katodytans behandling anföras först en del av de med bly- och zinkkatoder erhållna resultaten. Under »mg As ss.  $H_3As$ » finner man den till väteförening reducerade arsenikens mängd.

#### Bly.

Katodens		mg As ss. $H_3As$	Katodens		mg As ss. $H_3As$
material	behandling		material	behandling	
Pb I	etsad*	3.65	Pb III	smärglad	2.89
ssa katod	ånyo etsad	3.56	ssa katod	etsad	3.46
»	smärglad	2.70	»	ånyo etsad	3.43
»	etsad	3.80	»	»	4.07(?)
»	ånyo etsad	3.62	»	smärglad	2.37
»	»	3.54	»	formerad	3.72
»	polerad	2.84			
»	etsad	3.72			

#### Zink.

	mg As ss. $H_3As$	dendriter
Ny katod, skrapad blank	3.35	inga
samma ej behandlad	3.37	inga
samma etsad	4.31	några, små
samma ånyo etsad	4.68	stora, svampiga
Gammal katod, etsad	4.55	några, små
samma ånyo etsad	4.70	några, långa
samma »	4.81	stora, svampiga
samma skrapad blank	4.11	inga
samma » » *	4.09	inga

\* Samtidigt med arseniksyran infördes zinksulfat, motsvarande 20 mg Zn.

Den vid en del av försöken med zinkelektrod uppträdande starka dendritbildningen medförde tydligen en betydlig ändring av såväl katodens ytbeskaffenhet som strömtätheten (dendriterna vuxo stundom ända bort till diafragmat och utbredde sig på detsamma). Därtill kom, att partier av dendriterna ofta lossnade från katoden och löste sig i syran, varvid tydligen den »rent kemiska» reduktionen överlagrades över den elektrolytiska. I betraktande av dessa omständigheter torde de högsta av de vid zinkkatoder erhållna värdena få anses som något osäkra (för höga).

Då ett anförande in extenso av samtliga till flera hundratal uppgående försök skulle fordra för stort utrymme, meddelas i nedanstående tabell endast ett utdrag av det vunna materialet, sammanställt på så sätt, att blott de för varje ytbehandling av de olika katodmetallerna erhållna minimi- och maximivärdena upptagits. Siffrorna i denna tabell angiva den till arsenikväte reducerade mängden arsenik i % av den i elektrolysapparaten införda (5.000 mg As). Det högsta vid varje metall iakttagna värdet angives med kursivt tryckta siffror. Värdet för kvicksilver har anförts under rubriken »polerad», enär elektrodens ytbeskaffenhet närmast kan jämföras med en polerad fast metall; de för platina under rubriken »formerad» anförda siffrorna avse, såsom förut nämnts, med platinasvart överdragen metall.

TABELL 1.  
Reduktion av arseniksyra.  
(3 amp., 60 min).

Katod- metall	Katodytans behandling			
	smärglad	etsad	polerad	formerad
Hg	—	—	100.0	—
Zn	—	86.2—96.2	67.0—82.2	—
Cu I	—	76.0—82.8	74.4—74.6	92.0—92.4
Cu II	—	83.2	—	—
Ag *	57.0—61.4	59.8—66.0	46.0	72.6—79.4
Pb I	53.8—54.0	70.8—76.0	56.8	64.0
Pb II	48.4	60.0—71.6	67.8	65.2
Pb III	47.4—57.8	69.2—73.2 (81.4?)	—	74.4
Fe	61.6—63.8	59.0—61.2	—	—
Sn	40.6—59.6	57.4—59.4	35.6	—
Cd	34.0	54.8—58.0	39.0	—
Ni	—	23.2—24.4	—	27.4—38.0
Pt	—	—	2.0—5.4	7.6—19.8

\* En galvaniskt försilvrad silverelektrod gav 45.8, således ung. samma värde som en polerad.

Tabellen visar, att vid de metaller, som undersökts i formerat tillstånd, träffas den maximala reduktionseffekten i regel just vid denna ytbeskaffenhet. Undantag från denna regel gör endast bly, dock är skillnaden mellan maximivärdena för formerat och etsat bly endast obetydlig. (Det endast en gång erhållna höga värdet 81.4 för etsat Pb III beror sannolikt på ett avläsningsfel vid titreringen, när det aldrig lyckats att reproducera detsamma.) Enligt TAFEL och NAUMANN<sup>41</sup> är även vid reduktion av kaffein skillnaden mellan formerade och på annat sätt behandlade blykatoders reduktionseffekt helt ringa. (Tidigare hade TAFEL<sup>38</sup> trott sig finna en mycket betydande överlägsenhet hos de formerade blykatoderna.)

A andra sidan finner man i allmänhet den lägsta reduktionseffekten hos de polerade eller smärglade katoderna. Undantag från denna regel finner man blott vid tenn (nämligen i så måtto, att den högsta effekten iakttagits vid en smärglad katod, under det att den lägsta i överensstämmelse med regeln träffats hos en polerad) samt vid järn (där den högsta effekten träffats vid en smärglad katod). Det bör beaktas, att skillnaden mellan de polerade och smärglade elektrodernas ytbeskaffenhet — fastän skenbart mycket stor — i själva verket får anses vara ganska ringa, alldenstund metallytan i varje av de grova smärgelkornen förorsakad repa genom kornens pressning erhåller i det närmaste samma beskaffenhet som vid polering med glasstav.

*I allmänhet försiggår alltså arseniksyrans elektrolytiska reduktion till arsenikväte vid katod av en viss metall desto hastigare, ju porösare katodens yta är.* Det förefaller ytterst osannolikt, att detta förhållande i förevarande fall skulle hava samma förklaringsgrund, som TAFEL och NAUMANN<sup>41</sup> sökt göra gällande för de »preparerade» (formerade) blykatodernas *praktiska* överlägsenhet över de polerade, nämligen att de förra skulle vara mindre känsliga än de senare för »förgiftning» (»depression») genom ytans förorening av andra metaller, närmast av från anoden härrörande spår av platina. Ett enligt förf:s mening synnerligen tungt vägande skäl mot accepterandet av denna förklaring för här ifrågavarande fall utgör den omständigheten, att effekten av ytans uppluckring gör sig allra starkast gällande just vid platinakatoden, där det ej kan vara tal om någon vare sig »elevations»- eller »depressions»-effekt (TAFEL<sup>39</sup>, TAFEL och EMMERT<sup>40</sup>), förorsakad av anodmetallens upplösning och utfällning på katoden, när anod och katod i detta fall bestå av samma material.

Den närmare diskussionen av de olika katodmetallernas reduktionseffekt gentemot arseniksyra skall först längre fram upptagas, sedan motsvarande material även för arseniksyrlighet blivit meddelat.

## B. Reduktion av arseniksyrlighet.

Försöken med arseniksyrlighet utfördes på alldeles samma sätt som de med arseniksyra, utom att tiden för varje elektrolys blott var 15 minuter. De erhållna resultaten äro sammanställda i Tab. 2 efter samma plan, som använts i Tab. 1.

TABELL 2.  
Reduktion av arseniksyrlighet.  
(3 amp., 15 min.)

Katod- metall	Katodytans behandling		
	etsad	polerad	formerad
Hg	—	97.4	—
Zn	86.6—90.8	90.0	—
Cd	85.4—89.0	86.6—88.4	—
Pb I	84.0	83.8	—
Pb II	82.8—85.2	84.8	83.8
Pb III	72.6	85.4	87.2
Ag	82.0—86.6	81.6—85.2	68.6—73.0
Sn	82.6—84.8	79.0—86.2	—
Fe	82.0—83.4	—	—
Cu I	81.0—82.2	79.4—82.6	81.0
Ni	68.8—78.6	—	—
Pt	—	47.0—56.6	50.4—55.0

Tabellen visar till en början, att arseniksyrlighet vid alla katoder reduceras betydligt hastigare än arseniksyra, samt att skillnaden mellan de olika katodmaterialens reduktionseffekt ej är så stor som vid arseniksyra. Vidare visar sig katodens ytbeskaffenhet här ej hava fullt så stor betydelse som vid reduktion av arseniksyra. Särskilt anmärkningsvärt är, att *de formerade katoderna vid reduktion av arseniksyrlighet vanligen äro underlägsna de etsade eller polerade* (undantag: Pb III), samt att de polerade elektroderna ej sällan äro de mest effektiva.

### C. Jämförelse mellan olika katodmaterials effektivitet vid elektrolytisk reduktion av arsenikens syreföreningar.

På grund av de starka variationerna av den reduktionseffekt, som iakttagits vid användning av ett och samma katodmaterial, kunde det vid första påseende tyckas, som om en objektiv jämförelse mellan de olika metallernas effektivitet vore utesluten. En närmare granskning av materialet visar emellertid, att en sådan jämförelse är möjlig, om man till grund för densamma lägger *de högsta värden, som erhållits vid varje elektrodmaterial, utan att taga hänsyn till, vid vilken ytbeskaffenhet dessa värden funnits*. Att den ordningsföljd, i vilken metallerna uppträda, om de ordnas efter storleken av nyssnämnda maximalvärden, ej är tillfällig, framgår bl. a. därur, att t. o. m. om man ville bortse från de exceptionellt höga värden, som vissa metaller i formerat tillstånd visa vid reduktion av arseniksyra (och man kunde ju känna sig frestad att utesluta dessa värden vid jämförelsen, alldenstund ej alla metaller kunnat undersökas i formerat tillstånd), så skulle ordningsföljden likväl bli densamma, som då dessa värden medtagas, med det enda undantag, att silver och bly skulle byta plats.



Nedan finner man samtliga såsom katodmaterial använda metaller ordnade efter deras maximala reduktionseffekt dels för arseniksyra, dels för arseniksyrlighet. Till jämförelse anföras även de av THOMSON meddelade värdena (jfr. sid. 6). I serien för arseniksyra har värdet 81.4 för bly uteslutits, emedan det måste anses som osäkert (jfr. sid. 27); om det medtoges, skulle bly och silver byta plats.

## Maximalvärden vid reduktion av arseniksyra.

	Hg	Zn	Cu	Ag	Pb	Fe	Sn	Cd	Ni	Pt
RAMBERG	100.0	96.2	92.4	79.4	76.0	63.8	59.6	58.0	38.0	19.8
THOMSON	—	41	—	0	98.5	40.5	18.5	27	0	0

## Maximalvärden vid reduktion av arseniksyrlighet.

	Hg	Zn	Cd	Pb	Ag	Sn	Fe	Cu	Ni	Pt
RAMBERG	97.4	90.8	89.0	87.2	86.6	86.2	83.4	82.6	78.6	56.6
THOMSON	—	100	100	100	100	100	93	—	42.5	88.5

Sammanställningen visar, att *ordningsföljden mellan metallerna ej är densamma vid reduktion av arseniksyra som vid reduktion av arseniksyrlighet*. Den mest i ögonen fallande olikheten visar sig vid koppar och kadmium. I arseniksyreserien intager koppar tredje rummet (enär de högsta värdena för zink äro i någon mån osäkra — jfr. sid. 26 — är det t. o. m. möjligt, att kopparn i denna serie egentligen kommer i andra rummet), kadmium åttonde, vid arseniksyrlighet är ordningsföljden den motsatta. Även silver och bly samt järn och tenn byta plats i de båda serierna.

THOMSONS värden avvika i åtskilliga fall starkt från förf:s. De mest framträdande olikheterna finner man i arseniksyreserien vid zink, silver och bly, i arseniksyrlighetsserien vid nickel och platina.

Såsom i inledningen nämnts, hava åtskilliga forskare efter TAFELS<sup>38</sup> föredöme velat sätta metallernas olika effektivitet vid katodisk reduktion av arsenikens syreföreningar i samband med deras *överspänning*. Till belysning av denna föreställnings berättigande meddelas nedan en sammanställning av de här undersökta metallernas överspänning dels enligt CASPARIS<sup>9</sup>, dels enligt TAFELS<sup>39</sup> mätningar (de sistnämnda med de av TAFEL och EMMERT<sup>40</sup> senare meddelade rättelserna rörande bly, kadmium och silver). CASPARIS värden gälla för nästan strömlösa katoder i 1-n svavelsyra, TAFELS däremot för en katodisk strömtäthet av 0.1 amp. / cm<sup>2</sup> och 2-n svavelsyra.

## Överspänning enligt Caspari.

Hg	Zn	Pb	Sn	Cd	Cu	Ni	Ag	Pt (blank)	Pt (platinerad)
0.78	0.70	0.64	0.53	0.48	0.23	0.21	0.15	0.09	0.005 volt

## Överspänning enligt Tafel.

Hg	Pb	Cd	Sn	Ag	Cu	Ni	Pt (platinerad)
1.30	1.30	1.28	1.15	1.09	0.79	0.74	0.07 volt

Vid jämförelse mellan de nyss meddelade siffrorna och de ovan sammanställda maximala reduktionsvärdena finner man, att *metallernas reduktionsförmåga varken vid arseniksyra eller arseniksyrlighet ändras fullt parallelt med deras överspänning; dock finnes onekligen en viss överensstämmelse, som knappast kan vara rent tillfällig, mellan metallernas ordningsföljd i förf:s serie för reduktion av arseniksyrlighet och TAFELS serie för överspänningen*. Detta är f. ö. ej annat, än vad man kunde vänta på grund av erfarenheten från andra elektrolytiska reduktionsprocesser. T. o. m. TAFEL, som först av alla påpekade överspänningens betydelse vid vissa organiska ämnens reduktion, har genom fortsatta undersökningar kommit till den uppfattning, att jämte överspänningen som »huvudfaktor» även en »bifaktor» (av honom uppfattad som en katalytisk effekt av katodmetallen) spelar en mer eller mindre framträdande roll vid den elektrolytiska reduktionen (se TAFEL och NAUMANN <sup>41</sup>)

Det finns ingen anledning att här ingå på teoretiska spekulationer angående ifrågavarande reduktionsprocess, alldenstund föreliggande undersökningar ej lämna tillräckligt material för en rationell teoretisk bearbetning av densamma. Säkerligen är denna process av en ganska komplicerad natur, i det att minst två partialreaktioner, nämligen arseniksyrans, resp. arseniksyrlighetens reduktion till metallisk arsenik och dennas förvandling till arsenikväte, lagra sig över varandra. I betraktande härav är det lätt att förstå, att katodmaterialets specifika egenskaper, bl. a. dess affinitet till arsenik och sannolikt även dess förmåga att lösa väte, skola i hög grad influera på reaktionens hastighet.

#### D. Amalgamerade elektroder.

Ovan meddelade mättningsresultat visa, att kvicksilver är överlägset alla andra undersökta metaller i fråga om förmåga att såsom katod reducera arsenikens syreföreningar till arsenikväte. Med anledning härav hava några försök anställts med amalgamerade katoder av diverse metaller. Elektrodernas amalgamering verkställdes alltid på så sätt, att de bragtes i beröring med en kvantitet på ett urglas befintligt och med utspädd salpeter- eller svavelsyra överskiktat kvicksilver. Reduktionsförsöken utfördes på alldeles samma sätt som de förut meddelade. Resultaten anföras i Tab. 3, där siffrorna hava samma betydelse som i Tab. 1 och 2. Under rubriken »ålder» anges, hur lång tid som förflutit mellan katodens amalgamering och elektrolysens utförande.

TABELL 3.  
Amalgamerade elektroder.

Katod	Ålder	Arseniksyra	Arseniksyrlighet
		60 min.	15 min.
Zn	ny	98.6	88.2—91.7
»	3 dygn	98.9	—
»	flera veckor	—	88.5
Ag	ny	99.5	92.2—93.5
»	2 dygn	100.0	—
Cu	ny	99.5	88.9—90.9
»	1 dygn	99.2	—
»	2 dygn	60.6	—
Pb III	ny	100.0	92.3
»	1 dygn	59.8	—
»	2 dygn	42.7	78.8
Sn	ny	100.0	92.1—94.9
»	1 dygn	66.9	—
»	2 dygn	32.9	—

Såsom var att vänta, *visa nyss amalgamerade katoder gentemot arseniksyra ungefär samma reduktionsförmåga som kvicksilver* (zinkkatoderna komma dock ej fullt upp till denna nivå. Med tilltagande ålder hos amalgamet sjunker reduktions-effekten mer eller mindre hastigt (snabbast hos bly och tenn). De amalgamerade bly- och tennkatoderna visa redan efter förloppet av 1, resp. 2 dygn en *svagare effekt mot arseniksyra än samma metaller i icke amalgamerat tillstånd*. Detta överensstämmer fullkomligt med de erfarenheter, som TAFEL och SCHMITZ <sup>42</sup> gjort med amalgamerade blykatoder vid reduktion av kaffein. De funno nämligen, att svagt amalgamerade katoder gävo lägre effekt än rent bly men att starkt amalgamerade elektroder i början betydligt överträffade det rena blyet, fastän deras effektivitet hastigt avtog.

Anmärkningsvärt är, att *de amalgamerade elektrodena aldrig visa fullt samma reduktionsförmåga gentemot arseniksyrlighet som kvicksilvret själv, fastän de regelbundet överträffa icke amalgamerade katoder av samma metaller*.

#### IV.

### Olika metallkatoders praktiska användbarhet för bestämning av arsenik genom elektrolytisk reduktion till arsenikväte.

Av de i föregående kapitel meddelade komparativa undersökningarna framgår, att kvicksilver är det enda katodmaterial, vid vilket *arseniksyras* reduktion till arsenikväte försiggår med så stor hastighet, att ett praktiskt tillgodogörande av reaktionen för analytiska ändamål förefaller möjligt. Den felkälla, som betingas av arsenationers vandring till anodrummet, måste nämligen ovillkorligen medföra märkbara förluster, därest arseniksyrans reduktion ej förlöper mycket hastigt (jfr. sid. 12). Vad beträffar *arseniksyrlighet* är däremot skillnaden mellan de olika katodmaterialens effektivitet ej större, än att man har anledning vänta, att snart sagt vilket som helst av dem skall kunna giva praktiskt brukbara resultat, i synnerhet som den nyssnämnda felkällan i detta fall ej gör sig gällande.

I det följande meddelas en serie analyser, avsedda att belysa de olika katodmaterialens praktiskt-analytiska användbarhet. Om förfaringssättet vid dessa analyser är det nödiga redan förut meddelat (se sid. 19). I allmänhet hava vi ej arbetat med större arsenikmängder än 20 mg, alldenstund användandet av större kvantiteter ej medför några som helst fördelar (jfr. sid. 17). Blott vid kvicksilverkatod hava vi gjort försök med 50 mg As.

Där ej annat uttryckligen angives, var strömstyrkan alltid 3 amp. och tiden för varje elektrolys 1 timme, räknad från införandet av den sista portionen sköljvätska.

#### 1. *Kvicksilverkatod.*

De använda apparaterna (fig. 1) voro alltid försedda med insmält lerdiafragma dels med, dels utan kollodiumöverdrag.

#### A. *Arseniksyra*

Arseniklösningen infördes alltid under loppet av några minuter. Blyacetatpapperet mörknade blott helt obetydligt på den mot gasströmmen vända spetsen, t. o. m. om samma papper begagnades vid flera analyser; vid arsenikmängder över 5 mg användes intet blyacetatpapper. Vid 50 mg As märktes någon tid efter ar-

seniklösningens införande, att de från katoden uppstigande gasblåsorna blevo mycket små, så att vätskan antog ett nästan mjölkliknande utseende. (Detta fenomen betecknas i det följande såsom »gasemulsion».) Efter någon tid blev gasutvecklingen åter normal.

Utgiven As mg	Funnen As mg	Differens	
		mg	o/o
2.000	2.001	+ 0.001	+ 0.05
2.000	2.005	+ 0.005	+ 0.25
4.000	3.996	— 0.004	— 0.10
4.000	3.987 *	— 0.013	— 0.32
5.000	5.008	+ 0.008	+ 0.16
5.000	4.999	— 0.001	— 0.02
10.000	10.007	+ 0.007	+ 0.07
10.000	9.993	— 0.007	— 0.07
20.00	19.98	— 0.02	— 0.10
20.00	19.99	— 0.01	— 0.05
50.00	50.04	+ 0.04	+ 0.08
50.01	50.01	± 0	± 0

*Arseniksyra i mängder motsvarande 5—50 mg As kan således på detta sätt bestämmas med en noggrannhet av  $\pm 0.1$  o/o.* Vid mindre mängder blir det procentiska felet något större på grund av de oundvikliga titreringsfelen (jfr. sid. 17).

Vid två analyser med 5.000 mg As avbröts elektrolysen efter 30 minuter. Det i dessa fall utvecklade arsenikvätet motsvarade resp. 4.985 och 4.943 mg As; *således är det nödvändigt att låta elektrolysen pågå 1 timme.*

För att få en föreställning om reaktionens hastighet ävensom någon inblick i dess mekanism utfördes följande försök: I en elektrolysapparat av den vanliga typen försågs krantrattens utloppsrör med ett nedtill omböjt förlängningsrör, som räckte ända ned till kvicksilverytan. Sedan apparaten beskickats med svavelsyra och arseniksyra, motsvarande 20.00 mg As, och absorptionsapparaten tillkopplats, utdrevs luften medelst en kolsyreström, som under 10 minuter inleddes genom krantratten. Därpå stängdes kranen, strömmen slöts, och elektrolysen fick pågå under 10 minuter varefter kolsyra åter genomleddes under 5 minuter för att fullständigt överföra arsenikvätet till absorptionsapparaten. Katodrummets hela innehåll hällades därpå i en skiljetratt, kvicksilvret skildes från svavelsyran, tvättades några gånger med vatten (utan häftig skakning) och infördes ånyo i elektrolysapparaten, där det övergöts med ny syra. Sedan luften utdrivits med kolsyra, elektrolyserades ånyo under 1 timme för bestämning av den i kvicksilvret befintliga arseniken enligt den av förf. tidigare beskrivna kvantitativa spegelmetoden<sup>28</sup>. Svavelsyran från den första elektrolysen jämte det vatten, varmed kvicksilver och katodrum tvättats, utspäddes till 100 ccm; 50 ccm av denna lösning försattes med överskott av bikarbonat samt med stärkelselösning. Vid tillsats av en bråkdel av en droppe n/20 jodlösning

\* Vätskenivån i katodrummet *sjönk* under elektrolysen.

färgades denna vätska starkt blå; således innehöll katodvätskan ej arseniksyrlighet i påvisbar mängd. I de återstående 50 ccm av lösningen bestämdes arsenikhalten medelst den förut (sid. 11) nämnda metoden. Dessa analyser gävo följande resultat:

Funnet såsom $H_3As$	14.84	mg As
» i katodvätskan	5.20	» »
» i kvicksilvret	0.015	» »
		summa 20.055 mg As.

Detta försök visar för det första, att arseniksyrans reduktion sker så hastigt, att på 10 minuter över 74 % av initialmängden förbrukas, vidare att arseniksyrlighet ej kan påvisas i elektrolyten under elektrolysen, samt slutligen att den arsenikkvantitet, som finns upplöst i kvicksilvret under pågående elektrolys, blott utgör en ytterst ringa bråkdel av den i elektrolyten befintliga mängden.

### B. Arseniksyrlighet.

Om arseniklösningen införes hastigt, svärtas blyacetatpapperet i detta fall starkt genom sönderdelning av arsenikväte (jfr. sid. 14) redan vid 5 mg As. Detta kan emellertid undvikas genom att låta arseniklösningen tilldroppa långsamt (10—15 min. för 2 mg As, 15—20 min. för 5—20 mg As). Vid större mängd arsenik än 5 mg bör blyacetatpapperet utelämnas. Även av ett annat skäl är det emellertid lämpligt att tillföra arseniksyrlighetslösningen långsamt. Såsom framgår ur det nedan meddelade försöket, utfällas nämligen betydliga mängder arsenik i kvicksilvret, därest arseniksyrlighetens koncentration i elektrolyten är relativt hög, och denna arsenik förvandlas blott helt långsamt till väteförening. Denna olägenhet gör sig naturligtvis desto mindre gällande, ju långsammare arseniksyrlighetslösningen införes. Vid 50 mg As har därför denna lösning fått tilldroppa under loppet av 35—45 minuter. I alla händelser uppträder vid analys av större kvantiteter arseniksyrlighet alltid »gasemulsion» (se sid. 33), och gasblåsor adherera vid kvicksilvret, vilket enligt förf:s erfarenhet alltid är ett tecken till, att kvicksilvrets arsenikhalt överskridit gränsen för vad som kan anses normalt.

Utgiven As mg	Funnen As mg	Differens	
		mg	%
2.000	2.001	+ 0.001	+ 0.05
4.000	3.992	— 0.008	— 0.20
4.000	3.996	— 0.004	— 0.10
5.000	4.980	— 0.020	— 0.40
5.000	5.003	+ 0.003	+ 0.06
10.000	9.998	— 0.002	— 0.02
20.00	19.97	— 0.03	— 0.15
20.00	19.95	— 0.05	— 0.25
50.00	49.46	— 0.54	— 1.08
50.01	49.49	— 0.52	— 1.04

Den sista analysen fortsattes under 1 t. 15 min. efter införandet av provlösningen.

I motsats till förhållandet vid elektrolys av arseniksyra *erhållas således vid arseniksyrlighet i regel något för låga värden.*

Förklaringen till dessa differenser lämnas av ett försök med elektrolys av arseniksyrlighet, som utfördes på samma sätt som det å sid. 33 beskrivna försöket med arseniksyra. I motsats till vad som var fallet vid detta, uppträdde emellertid nu stark »gasemulsion», och gasblåsor häftade vid kvicksilverytan, vilken ej var fullt blank, utan delvis betäckt med en gråbrun hinna. Efter strömvavbrottet visade elektrolyten en tydlig gråbrun grumling. Elektrolyt och kvicksilver undersöktes på samma sätt som vid försöket med arseniksyra, dock med den skillnad, att kvicksilvret fick rinna genom en fin öppning, varvid en trögflytande massa, *tydligen en blandning av kvicksilver och ett fast amalgam* (eller möjligen metallisk arsenik) kvarblev i tratten. Denna massas arsenikhalt bestämdes ej med spegelmetoden, utan enligt den förut (sid. 11) nämnda destillationsmetoden. Analyserna gävo följande resultat:

Funnet såsom $H_3As$	16.75 mg As
» i elektrolyten	2.84 » »
» i »amalgamet»	0.52 » »
» i det lättflytande kvicksilvret	0.05 » »
<hr/>	
Summa	20.16 mg As.

I detta fall hade således ej mindre än 84 % av den införda arseniken på 10 minuter reducerats till väteförening; kvicksilvrets arsenikhalt var vidare betydligt större än vid försöket med arseniksyra.

Mekanismen vid elektrolys av arseniklösningar vid kvicksilverkatod är alltså i sina huvuddrag följande: Arseniksyran eller -syrligheten reduceras först till metallisk arsenik\*, som utfälls på kvicksilverytan. Vid arseniksyra förlöper denna reaktion ej hastigare, än att arseniken hinner förvandlas till väteförening efter hand som den utfälls, vadan någon nämnvärd anhopning av arsenik i kvicksilvret ej eger rum. Den ringa mängd arsenik, som upptages av kvicksilvret, förvandlas lätt till arsenikväte mot slutet av elektrolysen, sedan elektrolyten blivit arsenikfri. Annorlunda gestalta sig förhållandena vid elektrolys av något större mängder arseniksyrlighet. Här försiggår reduktionen till metallisk arsenik så hastigt, att denna ej i samma tempo hinner övergå till väteförening. Följden blir, att arsenik anhopas i kvicksilvret i sådan mängd, att löslighetsgränsen överskrides, så att fast amalgam utfaller (en del av arseniken kan även avskiljas som suspension i elektrolyten). Detta amalgams löslighet i kvicksilver är mycket ringa och sannolikt är även dess

\* Huruvida arseniksyran först reduceras till syrlighet, måste t. v. lämnas oavgjort. Visserligen har arseniksyrlighet ej kunnat påvisas i elektrolyten vid elektrolys av arseniksyra, men detta kan ju mycket väl bero därpå, att syrlighetens reduktion till metall förlöper med mycket större hastighet än syrans reduktion till syrlighet.

lösningshastighet obetydlig, vadan det vid fortsatt elektrolys endast helt långsamt angripes under bildning av arsenikväte. Att denna uppfattning av reaktionsmekanismen är riktig, framgår därav, att vid små arsenikmängder lika goda resultat erhållas med arseniksyrlighet som med syra, samt vidare därav, att vid elektrolys av större kvantiteter arseniksyrlighet resultaten bliva desto bättre, ju långsammare arseniklösningen tillföres, d. v. s. ju lägre katodvätskans arsenikkoncentration är.

## 2. Zinkkatod.

Alla nedan anförda analyser gälla *arseniksyrlighet*. De använda apparaterna hade dels lerdiafragma, dels pergamentpappersmembran. Någon påtaglig skillnad mellan de i båda fallen erhållna resultaten visade sig ej. Arseniklösningarna infördes alltid tämligen långsamt (på 10 à 15 minuter). Blyacetatpapperet mörknade något mera än vid kvicksilverkatod, dock blott i den mot gasströmmen vända spetsen.

Utgiven As mg	Diafragma					
	pergamentpapper			lerplatta med kollodium		
	Funnen As mg	Differens		Funnen As mg	Differens	
		mg	‰		mg	‰
2.000	2.001	+ 0.001	+ 0.05	—	—	—
2.000	2.001	+ 0.001	+ 0.05	—	—	—
5.000	4.985	— 0.015	— 0.30	4.979	— 0.021	— 0.42
5.000	4.938	— 0.062	— 1.24	4.984	— 0.016	— 0.32
10.000	9.984	— 0.016	— 0.16	9.956	— 0.044	— 0.44
10.000	9.984	— 0.016	— 0.16	9.980	— 0.020	— 0.20
10.000	9.974	— 0.026	— 0.26	—	—	—

Resultaten äro således nästan alltid något för låga, beroende på att de sista spåren av arsenik mycket långsamt förvandlas till väteförening. Vid ett av försöken med 10 mg As, vid vilket 9.984 mg As erhållits såsom arsenikväte, fanns i katodvätskan 0.006 mg As och i avskrap från katodens yta (vilken såsom alltid vid zinkelektroder visade en svag mörkgrå beläggning) 0.004 mg As. Inalles erhöles således 9.994 mg As av de utgivna 10.000 mg. Vid en elektrolys, som avbröts efter 30 minuter, hade av 10.000 mg As 9.951 mg förvandlats till väteförening. Man ser härav tydligt, hur långsamt reduktionen av den sista resten försiggår.

## 3. Blykatod.

Samtliga anförda bestämningar äro utförda å *arseniksyrlighet*. Apparaterna hade lerdiafragma med kollodiumöverdrag. Arseniklösningen infördes vanligen under loppet av 12—15 minuter. Vätesvavleutvecklingen var alltid starkare än vid kvicksilver- och zinkkatoder, i synnerhet då blykatoderna voro nyetsade. I allmän-



het etsades elektroderna ej före varje analys, utan blott då och då, så snart deras yta började se ful ut.

Nr	Katodmaterial	Utgiven As mg	Funnen As mg	Differens	
				mg	‰
1	Pb I, etsat .....	2.000	1.996	— 0.004	— 0.20
2	Pb I, » .....	2.000	2.001	+ 0.001	+ 0.05
3	Pb I, » .....	5.001	4.999	— 0.002	— 0.04
4	Pb I, » .....	5.001	4.994	— 0.007	— 0.14
5	Pb III, » .....	5.001	4.971	— 0.030	— 0.60
6	Pb I*, .....	10.000	9.974	— 0.026	— 0.26
7	Pb I, nyetsat .....	10.000	10.003	+ 0.003	+ 0.03
8	Pb I, pol. ....	20.00	19.85	— 0.15	— 0.75
9	Pb I, pol. ** .....	20.00	19.91	— 0.09	— 0.45
10	Pb II, pol. ....	20.00	19.90	— 0.10	— 0.50
11	Pb II, etsat .....	20.00	19.84	— 0.16	— 0.80
12	Pb III, etsat .....	20.00	19.82	— 0.18	— 0.90
13	Pb III, formerat ...	20.00	19.84	— 0.16	— 0.80

Även i detta fall äro således resultaten i regel något för låga och förlusterna tilltaga mycket starkt med arsenikmängden. Katodmaterialets art och ytbehandling har vidare, såsom synes av tabellen, ett mycket utpräglat inflytande på resultaten (se särskilt analyserna n:r 6 och 7, vilka äro utförda med samma katod). Överbuvud taget hava blyelektroder befunnits giva vida mera växlande resultat än silver- och tennelektroder. Vare sig nu detta — i överensstämmelse med TAFELS samt MAI och HURTS åsikt — beror därpå, att de förra äro extremt känsliga för minimala föroreningar, eller förklaringen är att söka på annat håll, så är det förf:s bestämda mening, att bly alldeles icke förtjänar den rangplats såsom katodmaterial för ifrågavarande ändamål, som man velat tilldela detsamma.

En analys med 5.000 mg As, som avbröts efter 30 minuter, gav 4.971 mg As såsom arsenikväte. Även vid blykatod går således reduktionen mot slutet mycket långsamt.

Det är av ett visst intresse att jämföra ovanstående resultat med de av HERRI medelst blykatod erhållna. De av nämnda förf. anförda provanalyserna gävo följande värden:

Utgiven $\text{As}_2\text{O}_3$ mg	Funnen $\text{As}_2\text{O}_3$ mg	Differens	
		mg	‰
24.75	24.69	— 0.06	— 0.24
49.50	48.88	— 0.62	— 1.25
69.30	69.14	— 0.16	— 0.23
99.00	98.70	— 0.30	— 0.30

\* Elektroden hade använts vid flera analyser utan uppputsning; dess yta var fläckig.

\*\* Elektrolysen fortsattes 1 1/2 timme.

Även här äro således differenserna alltid negativa och av ungefär samma storlek, som vid förf:s försök. Det är emellertid att märka, att den av HEFTI använda titreringsmetoden (med hyposulfit i bikarbonathaltig lösning) ovillkorligen måste giva *för höga* värden å arsenikvätemängden. Felen kunna uppgå till mycket avsevärda belopp, varom förf. övertygat sig genom titreringsförsök under samma betingelser, som rådde vid HEFTIS analyser. Därest HEFTI begagnat sig av en oklanderlig titreringsmetod, hade hans värden således i själva verket blivit ännu lägre än de ovan meddelade.

#### 4. Silverkatod.

Även här äro alla analyser utförda med *arseniksyrlighet*. Såväl pergamentpappers- som lerdiafragmer användes, utan att någon skillnad i resultaten gjorde sig märkbar. Lösningarna infördes dels hastigt, dels på 10 à 15 minuter. Blyacetatpapperet färgades i regel endast helt obetydligt i den mot gasströmmen vända spetsen. Vid 20 mg As utelämnades blyacetatpapperet vanligen (jfr sid. 14).

Katodens ytbeskaffenhet	Utgiven As mg	Funnen As mg	Differens	
			mg	%
etsad	5.001	4.989	— 0.012	— 0.24
pol.	5.001	4.985	— 0.016	— 0.32
galv. försilvrad	5.001	4.966	— 0.035	— 0.70
etsad	10.000	9.989	— 0.011	— 0.11
pol.	10.000	9.979	— 0.021	— 0.21
etsad	20.00	19.91	— 0.09	— 0.45
„	20.00	19.89	— 0.11	— 0.55

Även här äro resultaten således genomgående något för låga, men differenserna äro ej nämnvärt större än vid blykatoder. I regel giva polerade silverelektroder något sämre resultat än etsade. Att förlusterna även i detta fall bero därpå, att de sista resterna av arseniksyrlighet reduceras mycket långsamt, framgår dels därur, att GUTZEITS prov alltid utföll positivt efter elektrolysens slut, dels därur, att ett par försök med 20.00 mg As och *en strömstyrka av 4 amp.* båda gåvo 19.94 mg As såsom arsenikväte, således en differens av blott — 0.30 % (mot — 0.45 à — 0.55 vid 3 amp.).

#### 5. Tennkatod.

Alla försöken gällde *arseniksyrlighet*. Apparaterna voro försedda med lerdiafragma med kolloidumöverdrag. Arseniklösningen infördes alltid på några få minuter. Blyacetatpapperet mörknade blott i den mot gasströmmen vända spetsen (även vid 20 mg As). I regel etsades eller polerades katoderna ej före varje analys.

Utgiven As mg	Katodens ytbeskaffenhet					
	etsad			polerad		
	funnen As mg	differens		funnen As mg	differens	
		mg	o/o		mg	o/o
5.001	5.003	+ 0.002	+ 0.04	—	—	—
5.001	4.985	— 0.016	— 0.32	—	—	—
5.001	4.994	— 0.007	— 0.14	—	—	—
10.000	9.970	— 0.030	— 0.30	9.993	— 0.007	— 0.07
10.000	9.975 *	— 0.025	— 0.25	9.989	— 0.011	— 0.11
20.00	19.85	— 0.15	— 0.75	19.95	— 0.05	— 0.25
20.00	—	—	—	19.95	— 0.05	— 0.25

De polerade elektroderna äro således i detta fall tydligt överlägsna de etsade. Differenserna vid polerade tennkatoder äro mindre än vid zink- och blykatoder, och resultaten vida jämnare än vid de sistnämnda. Vid de större arsenikmängderna utföll GUTZEITS prov alltid positivt efter slutad elektrolys.

#### 6. Järnkatod.

Blott två analyser utfördes, båda med *arseniksyrlighet*. Vätesvavleutvecklingen var starkare än vid någon av de föregående katoderna. De vid försöken använda järnelektroderna voro etsade.

Utgiven As mg	Funnen As mg	Differens	
		mg	o/o
5.000	4.929	— 0.071	— 1.42
5.000	4.961	— 0.039	— 0.78

Järn är således som katodmaterial underlägset alla de förut undersökta metallerna.

#### 7. Kopparkatod.

Även med detta katodmaterial utfördes blott ett fåtal analyser, samtliga med *arseniksyrlighet*. Vätesvavleutvecklingen var måttlig, mindre vid polerade än vid etsade elektroder.

Katodens ytbeskaffenhet	Utgiven As mg	Funnen As mg	Differens	
			mg	o/o
etsad	5.001	4.797	— 0.204	— 4.08
polerad	5.001	4.957	— 0.044	— 0.88
»	5.001	4.961	— 0.040	— 0.80

\* Nygjuten katod, ej etsad efter gjutningen, blank.

Under det att förlusten vid den etsade elektroden var mycket stor, uppgingo differenserna vid de polerade katoderna ej till 1 %. Denna påtagliga olikhet sammanhänger därmed, att den etsade katoden efter elektrolysens slut visade sig belagd med en grå hinna av metallisk arsenik eller koppararsenid, under det att ingen eller blott en helt svag dylik beläggning syntes på den polerade katoden. Vi hava här uppenbarligen ett förhållande, analogt med det vid kvicksilver iakttagna: Vid en etsad kopparkatod försiggår arseniksyrlighetens reduktion till metallisk arsenik för hastigt, för att denna skulle kunna hinna att i samma tempo reduceras vidare till arsenikväte; vid en polerad katod går den förstnämnda reaktionen långsammare, så att arsenikvätebildningen kan hålla jämna steg med densamma.

#### 8. Platinakatod.

Även i detta fall har blott ett fåtal analyser, alltid med *arseniksyrlighet*, utförts. Vätesvavleutvecklingen var alltid mycket stark, såväl vid blank som vid med platinasvart överdragen katod.

Katodens ytbeskaffenhet	Utgiven As mg	Funnen As mg	Differens	
			mg	%
blank	4.990	4.910	— 0.080	— 1.60
platinerad (svart)	5.001	4.076	— 0.925	— 18.5
„	5.001	4.367	— 0.634	— 12.7
„	5.001	4.535	— 0.466	— 9.32

Under det att den blanka katoden gav ett något så när riktigt värde, voro förlusterna vid den med platinasvart överdragna mycket stora. Anmärkningsvärt är, att den platinerade katoden småningom förbättrades, ju längre den var i bruk.

#### 10. Amalgamerade katoder.

Såsom förut (sid. 31), visats, kan *arseniksyra* i mängd motsvarande 5 mg As vid starkt amalgamerade katoder av vissa metaller kvantitativt reduceras till arsenikväte under de här valda betingelserna (3 amp., 1 timmes elektrolys). För att avgöra, i vad mån detta är fallet även vid större kvantiteter, hava vi utfört några analyser, vilkas resultat meddelas nedan. Amalgameringen verkställdes alltid på förut (sid. 30) nämnt sätt. Under »ålder» angives den tid, som elektroden varit amalgamerad, innan den användes till analysen.

Katodmetall	Ålder	Utgiven As mg	Funnen As mg	Differens	
				mg	%
Ag	ny	20.00	19.89	— 0.11	— 0.55
Ag	3 dygn	20.00	19.87	— 0.13	— 0.65
Ag	ny	10.00	9.94	— 0.06	— 0.60
Zn	ny	20.00	19.78	— 0.22	— 1.10
Zn*	flera dygn	20.00	19.82	— 0.18	— 0.90
Sn	ny	10.00	9.95	— 0.05	— 0.50

\* Strömstyrka 4 amp.

Amalgamerat silver är således visserligen ej fullt likvärt med kvicksilver såsom katodmaterial för reduktion av arseniksyra, men måste dock anses som något så när användbart för detta ändamål, enär förlusterna vid 10—20 mg As blott uppgå till omkr. 0.6 %. Något sämre resultat giva amalgamerade zinkkatoder. Nyamalgamerat tenn synes visserligen även för större mängder vara ett ganska effektivt katodmaterial, men dess praktiska användbarhet inskränkes betydligt därigenom, att dess effektivitet hastigt avtager (jfr. sid. 31).

---

## V.

### Sammanfattning.

1. Tidigare undersökningar angående arseniksyrlighets och arseniksyras elektrolytiska reduktion till arsenikväte hava underkastats en kritisk granskning, ur vilken framgått, att dessa undersökningars resultat i allmänhet måste betecknas såsom mer eller mindre otillförlitligt.

2. De felkällor, som vid arsenikföreningars elektrolytiska reduktion till arsenikväte betingas av dessa föreningars diffusion genom diafragmat och av arsenationers vandring till anodrummet, hava studerats för olika diafragmamaterial. Härvid har konstaterats, dels att båda dessa felkällor göra sig i vida mindre grad gällande vid lerdiafragmer av den här använda konstruktionen än vid pergamentpappersmembraner, dels att de av arsenationernas vandring förorsakade förlusterna äro vida större än de av diffusionen härrörande, och att de förstnämnda, oavsett vilket diafragmamaterial som användes, äro så betydande, att kvantitativa resultat vid reduktion av arseniksyra blott kunna väntas, därest denna reaktion genom val av lämpligt katodmaterial kan bringas att förlöpa med mycket stor hastighet.

3. Tio metallers effektivitet såsom katodmaterial vid elektrolytisk reduktion av arseniksyra och arseniksyrlighet har undersökts. Resultaten äro sammanfattade i tabellerna 1 och 2 (sid. 26 och 28). Det har visat sig, att katodens ytbeskaffenhet har ett mycket stort inflytande på dess reduktionseffekt, i synnerhet vid reduktion av arseniksyra. Vid sistnämnda reaktion äro katodmetallerna i regel desto effektivare, ju porösare deras yta är; vid reduktion av arseniksyrlighet gäller däremot snarare motsatsen. Den ordningsföljd, metallerna intaga med avseende på sin effektivitet som katodmaterial, är ej den samma vid arseniksyra som vid arseniksyrlighet. I intetdera fallet överensstämmer denna ordningsföljd fullständigt med den, som metallerna intaga, då de ordnas efter avtagande överspänning. I fråga om reduktion av arseniksyrlighet gör sig dock en viss parallellism märkbar mellan reduktionsförmåga och överspänning.

4. Arseniksyra i mängder motsvarande 5—50 mg As kan bestämmas med en noggrannhet av  $\pm 0.1$  % genom elektrolytisk reduktion vid kvicksilverkatod under 1 timme med en strömstyrka av 3 amp. och det bildade arsenikvätets absorption i titrerad jodlösning samt återtitrering med arseniksyrlighetslösning. Med

arseniksyrlighet erhållas vid samma bestämningsmetod och katodmaterial något sämre resultat, i det att med stigande arsenikmängd tilltagande förluster visa sig. Orsaken till detta förhållande har klarställts.

5. För bestämning av arseniksyra enligt nyssnämnda metod kan intet annat katodmaterial ifrågakomma än kvicksilver och vissa starkt amalgamerade metaller, dessa sistnämnda äro dock underlägsna det rena kvicksilvret. Däremot kan arseniksyrlighet i mängder motsvarande 5—20 mg As bestämmas med måttlig noggrannhet (i regel 0.2—0.5 % förlust) genom elektrolytisk reduktion till arsenikväte vid katoder av tenn, silver, bly eller zink; t. o. m. vid polerade kopparelektroder kan arseniksyrlighet i mängd motsvarande 5 mg As på detta sätt bestämmas med en förlust av blott ungefär 1 %. För ifrågavarande ändamål torde polerade tennkatoder få anses lämpligast; blykatodernas påstådda överlägsenhet har ej kunnat bekräftas.

---

## Übersicht über die Hauptergebnisse der Untersuchung.

Die vorstehende Abhandlung, »Über die elektrolytische Reduktion der arsenigen Säure und der Arsensäure zu Arsenwasserstoff an Kathoden von verschiedenen Metallen«, wird durch eine ausführliche Darlegung der Entwicklungsgeschichte der auf die elektrolytische Reduktion der Arsenverbindungen zu Arsenwasserstoff gegründeten analytischen Methoden eingeleitet. Die fast hundertjährige erste Beobachtung BUCHNERS von der elektrolytischen Bildung des Arsenwasserstoffs sowie die daraus hervorgegangene Arsenprobe von DUFLOS und HIRSCH werden aus der Vergessenheit ans Licht gezogen, die bahnbrechende Arbeit BLOXAMS und die neueren, quantitativen Untersuchungen von TROTMAN, THORPE, SAND und HACKFORD, THOMSON, CHAPMAN und LAW, BLOEMENDAL, MAI und HURT, FRERICHS und RODENBERG, HEFTI u. a. werden eingehend besprochen und kritisch erörtert. Es wird dargetan, dass die von diesen Forschern benutzten Methoden zur Bestimmung des Arsenwasserstoffs alle mehr oder weniger mangelhaft sind. Die Abweichungen, die zwischen den Angaben dieser Autoren bestehen, namentlich mit Bezug auf die Effektivität der verschiedenen Kathodenmaterialien, werden zum Teil auf diese Mängel der Methodik zurückgeführt, hauptsächlich aber auf den Umstand, dass der unerwartet grosse Einfluss der Oberflächenbeschaffenheit der Kathoden nicht genügend berücksichtigt wurde.

Es werden dann einige neue Typen von Elektrolyseapparaten beschrieben, die sich besonders durch die Art und Befestigungsweise des Diafragmas kennzeichnen. Die von der Diffusion der Arsenverbindungen sowie von der Wanderung des Arsenations in den Anodenraum bedingten Fehler und ihre Abhängigkeit vom Material des Diafragmas werden untersucht. Aus dieser Untersuchung geht hervor, dass der von der Ionenwanderung bewirkte Fehler weitaus grösser als der von der Diffusion herrührende ist, und zwar so bedeutend, dass die restlose Umwandlung der Arsensäure in Arsenwasserstoff nur durch die Benutzung einer Kathode, an der die Reduktion sehr schnell verläuft, ermöglicht wird.

Die zur Bestimmung des Arsenwasserstoffs gebrauchte Methode (Absorption in titrierter Jodlösung und Zurücktitrieren des Jodüberschusses mit arseniger Säure) sowie die hierbei benutzten Absorptionsapparate werden eingehend beschrieben.

Die Effektivität von Hg, Zn, Cu, Ag, Pb, Fe, Sn, Cd, Ni und Pt als Kathodenmaterial bei der Reduktion von Arsensäure bzw. von arseniger Säure zu Arsenwasserstoff wird untersucht. Die Ergebnisse dieser Untersuchung sind in den



Tabellen 1 und 2 (S. 26 und 28) niedergelegt. Die Ziffern der Tabellen geben die prozentuale Menge des zu Arsenwasserstoff reduzierten Arsens an. Da die mit einer gegebenen Kathode erhaltenen Werte trotz scheinbar ganz gleicher Behandlungsweise der Oberfläche nicht genau reproduzierbar sind, sondern innerhalb ziemlich weiter Grenzen wechseln, sind für jedes Kathodenmetall und jede Oberflächenbeschaffenheit (»geschmiegelt«, »geätzt«, »poliert«, »formiert«) nur die beobachteten Minimi- und Maximiwerte aufgenommen worden. Wie aus den Tabellen ersichtlich, hat die Beschaffenheit der Kathodenoberfläche namentlich bei der Reduktion von Arsensäure einen grossen Einfluss auf die Reduktionsgeschwindigkeit und zwar so, dass die Säure an Kathoden mit schwammiger (»formierter«) Oberfläche in der Regel bedeutend schneller reduziert wird als an polierten Kathoden. Bei der arsenigen Säure ist der Einfluss der Oberflächenbeschaffenheit weniger ausgesprochen, jedenfalls stehen in diesem Falle die polierten Kathoden den »formierten« keineswegs nach.

Wenn die Metalle nach dem höchsten beobachteten Reduktionseffekt (ohne Rücksicht auf die Oberflächenbeschaffenheit) geordnet werden, so bekommt man verschiedene Reihen für Arsensäure und arsenige Säure (siehe S. 29). In keiner dieser Serien stimmt die Reihenfolge genau mit derjenigen überein, die beim Ordnen der Metalle nach ihrer Überspannung erhalten wird, obgleich zwischen Reduktionsfähigkeit gegenüber arseniger Säure und Überspannung (nach TAFEL) ein gewisser Parallelismus zu bestehen scheint.

Die schnelle und völlig restlose Reduktion der Arsensäure zu Arsenwasserstoff gelingt nur beim Verwenden einer Quecksilberkathode, obschon auch einzelne amalgamierte Metalle einigermassen brauchbare Werte geben können (siehe Tab. 3, S. 31). Dagegen ist die Quecksilberkathode für die Reduktion *grösserer* Mengen arseniger Säure zu Arsenwasserstoff ungeeignet, was darauf zurückzuführen ist, dass die Reduktion der arsenigen Säure zu metallischem Arsen an der Quecksilberkathode so überaus schnell verläuft, dass die Hydrierung des Metalls nicht den gleichen Schritt halten kann. Hierdurch wird die Bildung einer festen Phase (von Arsenmetall oder Arsenamalgam) veranlasst, welche nur sehr langsam zu Arsenwasserstoff umgewandelt wird.

Zuletzt wird der praktische Wert der Methode an mehreren Reihen von Analysen geprüft. Es wird gezeigt, dass die Bestimmung von Arsensäure (bis zu 50 Mg As) mit einer Genauigkeit von  $\pm 0.1$  % an Quecksilberkathoden leicht durchführbar ist. Für die Bestimmung der arsenigen Säure kommen hauptsächlich Kathoden von Blei, Silber und Zinn in Betracht. Die von mehreren Autoren behauptete Überlegenheit des Bleis für diesen Zweck lässt sich indessen nicht aufrecht erhalten, vielmehr dürfte poliertes Zinn in diesem Falle das geeignetste Kathodenmaterial sein. Immerhin lässt sich nicht die gleiche Genauigkeit wie bei der Bestimmung der Arsensäure an Quecksilberkathoden erreichen, indem ein mit wachsender Arsenmenge immer grösser werdender Verlust auftritt, der bei 20 Mg As bis zu 0.25 % ansteigt.

---

## Litteraturförteckning.

1. ABEL, Z. f. anorg. Chemie **74**, 395 (1912).
2. BERNTROP, \* Chemisch Weekblad **3**, 315. Efter Chem. Zentralblatt. **1906**, II, 156 (ref.).
3. BERTRAND, Annales de Chim. et de Phys. [7] **29**, 242 (1903).
4. BLOEMENDAL, Arsenicum in het dierlijk Organisme. Dissertation. Leiden 1908.
5. BLOEMENDAL, Archiv der Pharmazie **246**, 599 (1908).
6. BLOXAM, The Quarterly Journal of the Chem. Soc. of London **13**, 12, 338 (1861).
7. BREUNING, Neue Untersuchungen über die Ueberspannung des Wasserstoffs. Dissertation. Marburg 1913.
8. BUCHNER, Repertorium für die Pharmacie **21**, 14 (1825).
9. CASPARI, Z. f. physikal. Chemie **30**, 89 (1899).
10. CHAPMAN och LAW, The Analyst **31**, 3 (1906). (Tryckår 1907.)
11. DUFLOS och HIRSCH, Das Arsenik, seine Erkennung und sein vermeintliches Vorkommen in organisirten Körpern. Breslau 1842.
12. FISCHER, (Neues) Journal für Chemie u. Physik (SCHWEIGGER) **6**, 60 (1812).
13. FRERICHs och RODENBERG, Archiv der Pharmazie **243**, 348 (1905).
14. HEFTI, Bestimmung minimaler Mengen Arsen. Bestimmung grösserer Mengen Arsen auf elektrolytischem Wege. Dissertation. Zürich 1907.
15. KLASON, Svensk kem. tidskr. **27**, 101 (1915).
16. KLASON och KÖHLER, Svensk kem. tidskr. **14**, 187 (1902).
17. KUNKEL, HOPPE-SEYLER's Z. f. physiol. Chemie **44**, 511 (1905).
18. LASSAIGNE, \* Journal de chim. médic. **16**, 685 (1840). Efter DE KONINCK, Lehrb. d. qual. u. quant. chem. Analyse. Deutsche Ausg. v. C. MEINEKE. Bd. II. Berlin 1904.
19. LOCKEMANN, Z. f. angew. Chemie **18**, 416, 491 (1905).
20. MAI och HURT, Z. f. Unters. d. Nahrungs- u. Genussm. **9**, 193 (1905).
21. MARCHLEWSKI, Berichte d. d. chem. Ges. **24**, 2269 (1891).
22. MARSH, The Edinburgh New Philos. Journal **21**, 229 (1836).
23. MÖLLER, Z. f. physikal. Chemie **65**, 226 (1909).
24. OLSZEWSKI, Archiv der Pharmazie **213**, 563 (1878) (ref.).
25. OSTWALD-LUTHER, Hand- u. Hilfsbuch zur Ausführung physiko-chem. Messungen. 3. Aufl. Leipzig 1910.
26. PAUCKE, Beiträge zum Nachweis von Arsen. Dissertation. Leipzig 1908. (Tryckt i Weida i. Th.).
27. POLECK och THÜMMEL, Archiv der Pharmazie **222**, 1 (1884).
28. RAMBERG, Svensk kem. tidskr. **27**, 48 (1915).
29. RAMBERG, Bestämning av minimala arsenikkvantiteter. Bilaga IX till Arsenikkommissionens betänkande. Lund 1918.
30. RAMBERG och SJÖSTRÖM, En metod för bestämning av varuprovs arsenikhalt. Bilaga VIII till Arsenikkommissionens betänkande. Lund 1917.

---

\* Originalet har ej varit tillgängligt.

31. RAMBERG och SMITH, Utvecklingen av metodiken för isolering av arsenik ur organiskt material samt för bestämning av små arsenikkvantiteter. En historisk-kritisk översikt. Bilaga VI till Arsenikkommissionens betänkande. Lund 1917.
32. RECKLEBEN och LOCKEMANN, Z. f. angew. Chemie **19**, 275 (1906).
33. RECKLEBEN och LOCKEMANN, Z. f. analyt. Chemie **47**, 105 (1908).
34. RECKLEBEN, LOCKEMANN och ECKHARDT, Z. f. analyt. Chemie **46**, 671 (1907).
35. RUSS, Z. f. physikal. Chemie **44**, 641 (1903).
36. SAND och HACKFORD, Journal of the Chem. Soc. (Trans.) **85**, 1018 (1904).
37. SOUBEIRAN, Annales de Chim. et de Phys. [2] **43**, 418 (1830).
38. TAFEL, Z. f. physikal. Chemie **34**, 187 (1900).
39. TAFEL, Z. f. physikal. Chemie **50**, 641 (1905).
40. TAFEL och EMMERT, Z. f. physikal. Chemie **52**, 349 (1905).
41. TAFEL och NAUMANN, Z. f. physikal. Chemie **50**, 713 (1905).
42. TAFEL och SCHMITZ, Z. f. Elektrochemie **8**, 281 (1902).
43. THIEL och BREUNING, Z. f. anorg. Chemie **83**, 329 (1913).
44. THOMSON, \*Memoirs and Proceedings of the Manchester Literary and Philos. Soc. **48**, III, N:o 17 (1904). Efter THOMSON 45.
45. THOMSON, Chemical News **99**, 157 (1909).
46. THORPE, Journal of the Chem. Soc. (Trans.) **83**, 974 (1903).
47. THORPE, Bericht der Internationalen Analysen-Kommission an den VI. Intern. Kongress für angew. Chemie in Rom 1906. Zürich 1906.
48. TOPF, Z. f. analyt. Chemie **26**, 183 (1887).
49. v. TOROSIEWICZ, Repertorium für die Pharmacie **21**, 1 (1825).
50. TREADWELL, Berichte d. d. chem. Ges. **25**, 2382 (1892).
51. TROTMAN, \*The Brewers' Journal **1902**, 445. (Efter SAND och HACKFORD 36).
52. TROTMAN, \*Journal of the Soc. of Chem. Industry **23**, 178 (1904). Efter Chem. Zentralbl. **1904**, I, 1295 (ref.).
53. VORTMANN, Berichte d. d. chem. Ges. **24**, 2749 (1891).
54. WASHBURN, Journal of the Amer. Chem. Soc. **30**, 31 (1908).
55. WASHBURN och STRACHAN, Journal of the Amer. Chem. Soc. **35**, 681 (1913).
56. WOLFF, Z. f. analyt. Chemie **27**, 125 (1888) (ref.).

\* Originallet har ej varit tillgängligt.



ÜBER

# DIE KONSTITUTION DER ISATROPASÄUREN

VON

L. SMITH



LUND

C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG

OTTO HARRASSOWITZ

Der K. Physiographischen Gesellschaft am 13. Februar 1918 vorgelegt.

LUND 1918  
HÅKAN OHLSSONS BUCHDRUCKEREI

Die  $\alpha$ - und  $\beta$ -Isatropasäuren stehen in einem engen Zusammenhange mit den mit ihnen isomeren, von C. LIEBERMANN<sup>1</sup> untersuchten Truxillsäuren, auch  $\gamma$ -,  $\delta$ - und  $\epsilon$ -Isatropasäuren genannt. Denn wie diese dimolekulare Zimmtsäuren sind und in genetischem Zusammenhange mit der Zimmtsäure stehen, werden die eigentlichen Isatropasäuren aus der mit dieser Säure isomeren Atropasäure gebildet, wobei auch die Molekulargrösse verdoppelt wird. Das Bedürfniss, den Mechanismus bei diesen Polymerisationen zu erklären, hat der Frage nach den Konstitutionen dieser Säuren ein specielles Interesse gegeben, und mehrere Versuche sind gemacht worden, diese zu bestimmen sowohl für die Truxillsäuren als für die Isatropasäuren, ohne dass man jedoch, wenigstens im späteren Falle, zu endgültigen Resultaten gekommen ist.

Die hier mitgetheilten Versuche sind im Anschluss zu meinen frühzeitigeren Untersuchungen<sup>2</sup> über die Atrolactinsäure gemacht worden. Sie beabsichtigen vor allem einen Beitrag zur Kenntniss der Konstitution der Isatropasäuren<sup>3</sup>. Im Laufe der Arbeit wurden indessen nebenbei einige andere Beobachtungen gemacht, welche ich hier mitteile, und die auch deswegen von Belang sind, dass durch sie einige fehlerhafte Literaturangaben berichtigt werden.

---

<sup>1</sup> Ber. **22**, 2253 (1889) und **23**, 2516 (1890).

<sup>2</sup> Journ. pr. Chem. **84**, 731 (1911).

<sup>3</sup> Stehen ja auch im Zusammenhange mit den ausgedehnten Spaltungsversuchen J. M. LOVÉNS und seiner Schüler von racemischen Säuren durch Phenäthylamin.

## I. Teoretischer Teil.

### 1. Historisches über die Darstellung.

Die Isatropasäure ist zuerst als ein Zersetzungsprodukt des Atropins wahrgenommen worden und wurde eben deswegen der Gegenstand zahlreicher Untersuchungen. Vielleicht als der erste entdeckte E. PFEIFFER<sup>1</sup>, dass man bei der genannten Zersetzung eine lösliche und eine unlösliche Säure erhielt, von welchen die spätere wohl die Isatropasäure gewesen ist. K. KRAUT<sup>2</sup> konnte aus Atropin mit Alkalien eine mit Zimmtsäure isomere Säure, die er »Atropasäure« nannte, erhalten, während es W. LOSSEN<sup>3</sup> gelang mit Salzsäure bei 120—130° drei Säuren, nämlich »Tropasäure«, Atropasäure und eine »bei circa 200°« schmelzende »Isatropasäure«, zu erhalten, von welchen die erstere als Muttersubstanz zu den übrigen zu betrachten war. Er stellte auch die richtige empirische Formel fest.

Neben dieser »bei circa 200 (nicht korr.)« schmelzenden Substanz, der Isatropasäure, hatten indessen sowohl Lossen als Kraut eine ölige Säure erhalten, die nach KRAUT<sup>4</sup> dieselbe Zusammensetzung als Atropa- und Isatropasäure hatte, aber sich durch ihre durchaus abweichenden Eigenschaften von diesen unterschied, und erst »bei wochen- bis monatelangem Stehen unter Wasser« in Isatropasäure überging. Der genannte Verfasser betrachtete dieses Öl als eine wahre Isomere. Dieses ölige Produkt ist mehrfach untersucht worden, da es sich, ausser aus Atropin, auch aus Tropasäure, Atropasäure und Atrolactinsäure durch Salzsäure bildet. R. FITTIG<sup>5</sup> glaubte, es sei »unveränderte oder regenerierte Atropasäure«, LADENBURG<sup>6</sup> gab demselben einen besonderen Namen, »Tropid«. Ich habe früher<sup>7</sup> zeigen können, dass dieses Öl ein Gemisch ist von je nach der Darstellungsweise verschiedenen Säuren, wie  $\alpha$ - und  $\beta$ -Isatropasäure, Tropa- und Atropasäure nebst  $\alpha$ -Phenyl- $\beta$ -Chlorpropionsäure.

Nach mehreren Jahren wurde die Untersuchung der Isatropasäure von R. FITTIG aufgenommen<sup>5</sup>, und er lehrte, dass Atropasäure schon durch Erhitzen über ihren Schmelzpunkt oder durch Kochen mit Wasser in Isatropasäure umgewandelt

---

<sup>1</sup> Lieb. Ann. **128**, 273 (1863).

<sup>2</sup> » » **128**, 280 (1863).

<sup>3</sup> » » **133**, 370 (1865) und **138**, 230 (1866)

<sup>4</sup> » » **148**, 241 (1868).

<sup>5</sup> » » **195**, 150 (1879).

<sup>6</sup> Ber. **12**, 947 (1879).

<sup>7</sup> Journ. pr. Chem. **1**. c.

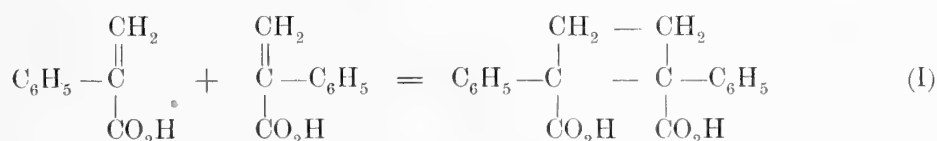


wurde. Später<sup>1</sup> fand er die zweite Isomere, die  $\beta$ -Säure, die sich durch grössere Löslichkeit, abweichenden Schmelzpunkt ( $206^{\circ}$ ,  $\alpha$  schmolz bei  $237^{\circ}$ — $237,5^{\circ}$ ) und ein beim Kochen in Prismen ausfallendes, schwerlösliches Bariumsalz auszeichnete.

Der letzte, der sich mit diesen Säuren beschäftigte, war C. LIEBERMANN<sup>2</sup>. Er machte die wichtige Entdeckung, dass die  $\alpha$ -Äthylestersäure, mit 33-procentiger Kalilauge gekocht, ein Gemisch der Kalisalze der  $\alpha$ - und  $\beta$ -Säure lieferte. Früher war die  $\beta$ -Säure nur als eine, sich gleichzeitig mit der isomeren  $\alpha$ -Verbindung bildende Verunreinigung dieser bekannt und daher schwer zugänglich. Er bestimmte auch das Molekulargewicht der Säuren. Wie später erörtert werden soll, sind jedoch weder seine Versuchsergebnisse, noch die von ihm gemachten Deutungen der Versuche immer unangreifbar.

## 2. Historisches über die Konstitutionsfrage.

KRAUT, der die richtige Formel für Atropasäure aufstellen konnte, schlug<sup>3</sup> auch zwei solche für Isatropasäure vor, von denen ich hier nur eine erwähnen will. Er dachte sich einfach eine Vereinigung von zwei Atropasäuremolekülen in der folgenden Weise. (Eine andere Anordnung ist ja auch möglich!)



Für diese Formel konnte er zwar keinen Beweis liefern; er sah indessen die Isatropasäure als eine gesättigte und »nicht als sicher einbasische Säure« an.

R. FIRTH<sup>4</sup> machte umfassende Studien sowohl über die Einwirkung von Oxydationsmitteln und Schwefelsäure, wie über die trockene Destillation der Säuren. Bei der Oxydation mit Chromsäure bildeten sich, ausser Kohlensäure, Antrachinon und Orthobenzoylbenzoësäure, bei der trocknen Destillation oder bei der Einwirkung von Schwefelsäure entstanden, unter Verlust von Wasser und Kohlenoxyd, *zwei* einbasische Säuren.

Auf Grund dieser Thatsachen stellte er als wahrscheinlich die folgende Konstitutionsformel auf:



<sup>1</sup> Lieb. Ann. **206**, 34 (1881).

<sup>2</sup> Ber. d. d. Chem. Ges. **28** I, 137 (1895).

<sup>3</sup> Lieb. Ann. **148**, 242 (1868).

» » **206**, 34 (1881).

Nach dieser wären diese Säuren 1-Phenyl-1,4-dikarboxytetrahydronaphtalin-derivate. Jedoch getraute er sich nicht, den vorher erwähnten Vorschlag Krauts ganz zu verwerfen, obgleich nach diesem bei der Oxydation Benzoesäure gebildet werden sollte, »denn«, sagte er, »das Verhalten derartiger Körper ist bis jetzt nicht so genau studiert, dass ein ganz sicherer Schluss nach Analogien möglich ist. Es könnte die eigenthümliche Verbindung der beiden Benzolreste durch zwei Kohlenstoffatome, welche ihrerseits nur mit anderen Kohlenstoffatomen verbunden sind, gerade die Ursache sein, dass immer mit der Loslösung der Carboxylgruppen von diesen Kohlenstoffatomen zugleich eine engere Verknüpfung der Benzolreste stattfindet«. In der That sind ja auch molekulare Umlagerungen bekannt, die durch weniger energisch wirkende Reagenzien als Croomsäure stattfinden. Jedenfalls ist aber die Bildung eines 6-Ringes immer wahrscheinlicher als die eines 4-Ringes!

Er setzt weiter fort: »Über das Verhältniss, in welchem die beiden Modificationen der Isatropasäuren zu einander stehen, lässt sich kaum eine Vermuthung aussprechen, da bei allen bis jetzt studierten Zersetzungen sie sich durchaus gleich verhalten und die gleichen Producte geben«. Zu dieser Zeit (1881) war auch die Theorie der geometrischen Isomerie noch nicht entwickelt. Es war C. LIEBERMANN vorbehalten<sup>1</sup> die Vermuthung auszusprechen, dass hier möglicherweise ein Fall von cis-trans-Isomerie vorläge, und zwar war dies möglich bei beiden oben discutirten Formeln. Seine Bemühungen, dies festzustellen, schlugen indessen fehl, vor allem weil er die Anhydride der Säuren rein nicht darstellen konnte.

An die Formel (II) schliessen sich auch A. MICHAEL und J. BUCHER<sup>2</sup>, welche bei Studien über das Verhalten der Phenylpropionssäure zu Essigsäureanhydrid fanden, dass auch hier ein Tetrahydronaphtalinderivat gebildet wurde.

Schliesslich hat J. BOUGALT<sup>3</sup> folgende Formel als wahrscheinlich vorgeschlagen:



Eine in der That sehr schöne und symmetrische Formel!

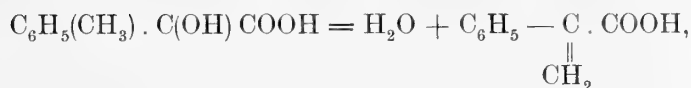
### 3. Darstellung und gegenseitige Umwandlungen der Säuren.

Die beste Methode für die Darstellung der  $\alpha$ -Säure war bisher von Atropasäure auszugehen und diese durch Erhitzen entweder mit Wasser (ev. k. Salzsäure) oder für sich in Isatropasäure umzuwandeln. Da die Atropasäure am besten aus Atrolactinsäure gewonnen wird<sup>3</sup> (durch kurze Behandlung mit k. Salzsäure auf dem Wasserbade):

<sup>1</sup> Ber. l. c.

<sup>2</sup> Am. chem. J. **20**, 89 (1898).

<sup>3</sup> J. BOUGALT Compt. rend. **146**, 766 (1908).



und die letztere Säure nunmehr als leichtzugänglich zu betrachten ist<sup>1</sup>, habe ich versucht, die Synthese direkt aus Atrolactinsäure zu bewerkstelligen.

Dabei kann man die Erwärmung von Atrolactinsäure mit Salzsäure bei erhöhter Temperatur fortsetzen, wie ich früher gezeigt habe. Da man indessen in dieser Weise ein Gemisch von mehreren Produkten erhält, ging ich zu Versuchen mit der zweiten Methode Fittigs über. Wasserfreie Atrolactinsäure wurde — nach der Beschreibung dieses Verfassers für Atropasäure — 24 bis 36 Stunden in geschlossenem Kolben auf 140—160° erhitzt. Die Säure schmolz dabei zuerst, um allmählich wieder zu erstarren. Das braunschwarze Produkt wurde aus Essigsäure und Wasser umkrystallisiert. Die beste Ausbeute erhielt ich nach 38 Stunden: 86 % der theoretischen (Säure Schmp 238°).

Noch besser verlief die Umwandlung in Kohlensäureatmosphäre: Nach drei Stunden war die Wasserabgabe beendet (für 10,0 g wasserfreie Säure berechnet 1,1 g Wasser, gefunden 1,3 g), und nach dieser Zeit veränderte sich das Gewicht nicht. Das schwach gelblich gefärbte Schlussprodukt bedurfte nicht umkrystallisiert zu werden: nach dem Waschen mit wenig Essigsäure war sie vollkommen reine  $\alpha$ -Isatropasäure. Der eigentliche Übergang von Atropasäure in Isatropasäure, der durch das schon erwähnte Erstarren charakterisiert ist, verläuft somit ohne Gewichtsänderung. Ein sehr glatter Prozess!

Wenn die Temperatur auf etwa 200° erhöht wurde, resultierte ein Gemisch von  $\alpha$ - und  $\beta$ -Säure, und zwar in einem Falle circa 33 % der letzteren.

LIEBERMANN fand — wie schon erwähnt — für die  $\beta$ -Säure eine Darstellungsmethode, die auf die Umwandlung der  $\alpha$ -Säure gegründet war: Diese wurde zuerst in Alkohollösung mit Chlorwasserstoff in den sauren Äthylester überführt, welcher dann mit 33-prozentiger Kalilauge verseift wurde, wobei zwei Teile  $\beta$ - und ein Teil  $\alpha$ -Säure erhalten wurden (und c:a 10 % der von Beginn vorhandenen Säure verloren gingen). »Die Umlagerung der  $\alpha$ - in  $\beta$ -Isatropasäure«, sagt Liebermann, »erfolgt bei dem Prozess übrigens nicht durch die Salzsäure allein, sondern durch die Bildung der Estersäure. Denn wässrige rauchende Salzsäure liess auch bei 40-stündigem Erhitzen auf 100° die  $\alpha$ -Isatropasäure vollkommen unverändert«.

Die Möglichkeit, dass die Umlagerung unter der Einwirkung der Kalilauge stattfinden sollte, scheint er vollständig übersehen zu haben. Dass indessen diese Möglichkeit den wahren Reaktionsverlauf darstellt, war leicht zu zeigen, und ergab sich durch diesen Befund eine vereinfachte Darstellungsmethode der  $\beta$ -Säure. Die  $\alpha$ -Säure wandelt sich durch Einwirkung von konzentrierten Alkalien in die Isomere um, ohne jeden Ester!

Die Umlagerung kann mit wässrigen Laugen bewerkstelligt werden, rascher aber und mit besserer Ausbeute durch Alkoholat. Die Umlagerungsversuche wurden

<sup>1</sup> STAUDIGER und RUZICKA, Lieb. Ann. **380**, 275 (1911) und L. SMITH Journ. pr. Chem. 1. c.

in folgender Weise ausgeführt: Die  $\alpha$ -Säure wurde in absolutem Alkohol gelöst, die Lösung mit wechselnden Mengen Natrium versetzt und dann  $\frac{1}{2}$ —6 Stunden am Rückfluss gekocht. Mit der Hälfte des Gewichtes der Säure an Natrium waren nach  $\frac{1}{2}$  Stunde 50 % umgewandelt, nach 3 Stunden 72 %, und mit der gleichen Menge Natrium wie Säure nach 3 Stunden c:a 80 % in  $\beta$ -Säure übergeführt. Aus den Mutterlaugen bekommt man einen Teil der  $\alpha$ -Säure zurück: der Verlust an dieser beträgt ungefähr 5 Prozent.

Die Umwandlung geht wahrscheinlich nur zu einer gewissen Grenze, die durch den Überschuss von Alkali bestimmt wird. Man könnte sich ja auch denken, dass die Überführung in  $\beta$ -Säure vollständiger sein würde, wenn man diese aus dem Gemisch entfernen konnte in dem Masse, wie sie gebildet wird: Dies konnte z. B. durch das Bariumsalz der  $\beta$ -Säure geschehen. Beim Erhitzen von  $\alpha$ -Säure mit bei Zimmertemperatur gesättigter Barytlösung bildeten sich in der That auch allmählich grosse Krystalle dieses Salzes. Nach 6-tägigem Kochen waren mehr als 90 % in  $\beta$ -Säure verwandelt<sup>1</sup>! In konzentrierterer Lösung kann die Umwandlung mit Baryt nicht vorgenommen werden, weil dann das Bariumsalz der  $\alpha$ -Säure herausfällt, welches nicht umgewandelt wird.

Zwei Methoden für die umgekehrte Umwandlung ( $\beta$  in  $\alpha$ ) sind in der Literatur angegeben. FITTIG fand, dass  $\beta$ -Säure, »längere Zeit« auf 220—225° erhitzt, teilweise unter Zersetzung in  $\alpha$ -Säure übergeht. Eine andere, von LIEBERMANN gefundene, später zu erwähnende Methode, hat sich als nicht zutreffend erwiesen. Auch die erstere konnte für meinen Zweck — Umlagerung der aktiven Säuren — nicht verwendet werden, wie unten erwähnt wird.

#### 4. Optisch aktive Isatropasäuren.

Da die  $\beta$ -Säure aus der isomeren Säure schon durch das Erwärmen der alkalischen Lösung der letzteren entsteht, ist es ja sehr wahrscheinlich, dass die beiden Säuren in Verhältniss von cis- und trans-Form zu einander stehen. Dies wird indessen durch alle vorgeschlagenen Formeln ermöglicht. Eine Entscheidung unter ihnen kann jedoch durch den verschiedenen Grad der Asymmetrie derselben geschehen: Formel I enthält *zwei asymmetrische, gleichwertige* Kohlenstoffatome, Formel II auch *zwei*, aber *ungleichwertige* und schliesslich die dritte<sup>2</sup> *keine* derartigen Atome, wenn die beiden  $C_6H_4$ -Gruppen gleichwertig sein sollen, was wohl infolge der Bildungsweise nötig ist. Diese Frage könnte möglicherweise entschieden werden durch Versuche, die beiden Säuren in optisch aktive Komponenten zu spalten, aber *sicher* nur in dem Falle, dass sich *beide* Säuren als zerlegbar erwiesen. (Denn ein misslungener Spaltungsversuch hat ja keinen Beweiskraft.) Glücklicherweise — muss man ja sagen — war eben dieses der Fall hier, und es ist

<sup>1</sup> Eine Gleichgewicht scheint nicht ausgeschlossen, da ich nach Behandlung von 2,3 reiner  $\beta$ -Säure mit alkoholischem Natron neben unveränderter  $\beta$ -Säure 0,15 g Säure von Schmp 232—234° isolieren konnte!

<sup>2</sup> Wir auch die von mir angedeutete Variante von Formel II.

somit bewiesen, dass unter den vorgeschlagenen Formeln nur diejenige möglich ist, welche diese Säuren als Tetrahydronaphtalinderivate auffasst. Entgegen dieser Auffassung scheint mir nur die überaus glatte Bildung der  $\alpha$ -Säure zu sprechen!

Betreffs der Einzelheiten der Zerlegung muss auf den experimentellen Teil verwiesen werden. Ich versuchte zuerst mit den für gewöhnlich hierzu benutzten Alkaloiden, aber ohne Resultat, was nicht befremden kann angesichts der Schwerlöslichkeit der Säuren und ihrer — wie es scheint — geringen Neigung, gut ausgebildete Salze zu bilden. Ausserdem sind sie ja zweibasisch. Mit Phenäthylamin<sup>1</sup> ist es mir gelungen die neutralen Salze darzustellen, wenn auch hier gewisse Schwierigkeiten zu entfernen waren, die ihre Ursache vor allem in einer starken Hydrolyse hatten. So konnte ich anfangs von der  $\alpha$ -Säure überhaupt keine wohldefinierten Salze erhalten. Erst wenn ich etwa 10 % Überschuss an Basis nahm, verlief die Salzbildung normal in Lösung von Wasser-Alkohol.

Bei beiden Isomeren sind die Salze von gleichdrehender Säure und Basis am schwerlöslichsten. Die aktiven Säuren sind etwas mehr löslich als die inaktiven und krystallisieren wie diese ohne Krystallwasser. Der Schmelzpunkt der reinen aktiven  $\beta$ -Säure (196,5—197° korr.) lag auch — gemäss der grösseren Löslichkeit — unter demjenigen der inaktiven. Für die aktive  $\alpha$ -Säure ist der »Schmelzpunkt« von der Erhitzungszeit abhängig. Bei nicht zu langsamer Erwärmung beginnt Braunfärbung und Zusammensintern bei 234°. Der letzte Rückstand wird bei 239° flüssig. Da 238,5—239° der Schmelzpunkt der inaktiven Substanz ist, muss wohl dieses Verhalten daraus erklärt werden, dass Racemisieren bei dieser hohen Temperatur eintritt. Die aktiven Säuren zeigen nur geringe Aktivität.

---

Nach der Theorie von cis-trans-Isomerie soll ja der Übergang von cis- in trans-Form oder umgekehrt durch Umstellung der beiden Gruppen bei einem der doppelt gebundenen oder in anderer Weise fest verbundenen Kohlenstoffatome geschehen können. Von einer aktiven cis-Form z. B. sollte man in dieser Weise hier zu einer aktiven trans-Form kommen. In vorliegendem Falle würde ja eben eine derartige Überführung eine wertvolle Stütze für die gemachte Annahme von cis-trans-Isomerie sein.

Durch Behandlung mit alkoholischem Natron erhält man aus der inaktiven  $\alpha$ -Isomere die entsprechende  $\beta$ -Säure. Ich bewerkstelligte dieselbe Operation mit rechtsdrehender  $\alpha$ -Säure und erhielt rechtsdrehende  $\beta$ -Säure, die soweit ich konstatieren konnte, rein war. Dass ich die Methode Fittigs für Umlagerung von  $\beta$ -Säure in  $\alpha$ -Säure mit aktivem Material nicht geprüft habe, hat seinen Grund darin, dass bei der zu Umlagerung nöthigen Temperatur die aktive Säure racemisiert wird (siehe oben).

---

<sup>1</sup> J. M. Lovén, Journ. pr. Chem. **72**, 307 (1905).

Eine andere von LIEBERMANN gefundene — später zu erwähnende — Methode erwies sich als nicht zutreffend.

### 5. Isatropaestersäuren.

Es wurde oben hervorgehoben, dass LIEBERMANN aus  $\alpha$ -Isatropasäure eine Äthylestersäure erhielt, die durch Verseifung teilweise in  $\beta$ -Säure sich verwandelte. In der gleichen Weise verhielt sich auch der neutrale, aus derselben Säure dargestellte Ester. Da er die Umlagerung bei der Esterifizierung stattzufinden glaubte, betrachtete er folglich die erwähnten Ester als Gemische von  $\beta$ - und  $\alpha$ -Isomeren, trotzdem dieselben als chemische Individuen gut charakterisiert waren (Schmp etc.). Er wartete wahrscheinlich auch, dass die  $\beta$ -Säure dieselben »Gemische« geben sollte<sup>1</sup>, aber »auffallender Weise« verhielt sich diese »scheinbar ganz verschieden« von der  $\alpha$ -Säure beim Einleiten von Salzsäuregas in ihre alkoholische Lösung. Er erhielt eine viel löslichere Estersäure, die auch in anderen Hinsichten verschieden war. »Durch Kochen mit alkoholischem Kali«, sagt er, »wird sie aber zu  $\beta$ -Isatropasäure zerlegt. Durch mehrmaliges Umkrystallisieren aus Eisessig erhielt ich sie indess schliesslich wieder mit den Eigenschaften der oben geschilderten Isatropaestersäure<sup>2</sup> und von derselben Zusammensetzung. — — — Den Vorgang erkläre ich mir vorderhand so, dass, da bei den von mir in Aussicht genommenen sterischen Formeln der Isatropasäure die beiden Carboxyle verschiedenen Werth haben, sich zuerst die isomere, labilere  $\beta$ -Isatropasäure bildet, die beim Umkrystallisieren und Reinigen in die frühere stabilere übergeht«.

Da der hier beschriebene Prozess ein einfacher Übergang von  $\beta$ - in  $\alpha$ -Säure darstellte, habe ich, um denselben mit optisch aktivem Material prüfen zu können, den Vorgang zu realisieren versucht, aber vergebens. Ich kam zu folgenden Resultaten: Der saure Ester aus  $\alpha$ -Säure ist eine  $\alpha$ -Verbindung. Durch Verseifung in der Kälte erhält man die  $\alpha$ -Säure zurück und nur etwa 10 % der  $\beta$ -Isatropasäure. Der saure, aus  $\beta$ -Säure erhaltene Ester ist keine  $\alpha$ -, sondern eine  $\beta$ -Verbindung mit von der vorigen abweichenden Eigenschaften, und sie wird nicht durch Erhitzen oder Umkrystallisieren aus Essigsäure in die  $\alpha$ -Isomere zurückverwandelt.  $\alpha$ -Estersäure schmilzt bei 186°,  $\beta$ -Estersäure bei 116° (korr). Da die beiden Estersäuren jedoch gewisse Ähnlichkeiten darbieten, ist es annehmbar, dass LIEBERMANN auch die letztere Säure in den Händen gehabt hat, aber den Schmelzpunkt zu bestimmen vergessen hat!

Zu nennen ist auch, dass die  $\beta$ -Estersäure durch Hydrolyse mit Essigsäure und k. Salzsäure ausser Zersetzungsprodukte nur  $\beta$ -Säure, keine  $\alpha$ -Isatropasäure giebt, wie auch die  $\beta$ -Isatropasäure selbst durch gleichartige Behandlung unverändert bleibt.

<sup>1</sup> Jedoch ist diese Auffassung nicht konsequent durchgeführt.

<sup>2</sup> Die aus  $\alpha$ -Isatropasäure dargestellte.

Einige Umlagerungsversuche durch Belichtung mit ultraviolettem Lichte führten zu negativem Resultate. Beim Belichten einer Lösung von  $\alpha$ -isatropasäurem Baryt erhielt ich wohl eine Fällung, deren Menge aber zu gering war, um Identifizierung zu gestatten. Mehrere Versuche in dieser Richtung, sowie auch in anderer, waren planiert, aber die Schwierigkeit Rohmaterial jetzt anzuschaffen hat mich genötigt, die bereits vorhandenen, zum Teil vor mehreren Jahren gewonnenen Resultate jetzt zu veröffentlichen.

## II. Experimenteller Teil.

### 1. Darstellung der Säuren.

Darstellung der  $\alpha$ -Säure durch Erhitzen von Atrolactinsäure auf 140—160°. 10 g wasserfreie Säure geben theoretisch 8,9 g Isatropasäure.

Versuch 1. 10 g Säure wurden 28 St. in mit Luft gefülltem Kolben erhitzt. Der braungefärbte Rückstand wurde in Wärme mit seinem gleichen Gewicht Eisessig behandelt, welcher nach dem Erkalten abgesaugt wurde. Die erhaltene Säure (8,0 g), welche keinen konstanten Schmelzpunkt zeigte, wurde aus einem Gemisch von zwei Teilen Eisessig und einem Teil Wasser umkrystallisiert. Resultat: 7,0 g Krystalle von Schmp 238° (237—237,5° nach Fittig).

Versuch 2. Erhitzungszeit 38 St. Umkrystallisierte Säure 7,7 g. Schmp 239°.

Versuch 3. In Kohlensäureatmosphäre: 10,0 g hatten nach 3 St. bei 150° 1,3 g an Gewicht verloren (1,1 g berechnet). Das Gewicht blieb dann konstant. Zeit: 30 St. Ich erwärmte das schwach gelblich gefärbte Produkt mit 8 g Eisessig wie früher. Der vollkommen farblose Rückstand zeigte den Schmp 237,5—238,5° und war folglich praktisch vollkommen reine  $\alpha$ -Säure (ohne Umkrystallisieren).

Versuch 4. Temperatur ungefähr 200°. Erhitzungszeit 36 St. Rohprodukt eine Schmelze, die harzartig erstarrte. Sie wurde in Ammoniak gelöst, und nach Neutralisation wurde das Bariumsalz der  $\beta$ -Isatropasäure in Wärme gefällt. Mehr als  $\frac{1}{3}$  der Gesamtmenge bestand von  $\beta$ -Säure!

Für die einige Male umkrystallisierte  $\alpha$ -Säure fand ich den Schmp 138,5—139,0° (korr). Bei zu langsamem Erhitzen etwas niedriger!

Analyse: 0,1990 g Säure verbrauchten in Alkohollösung 13,03 ccm 0,1038-norm. Baryt.

	Gef.	Ber.
Äqu.-Gew.	147,1	148,1
0,1455 g Substanz gaben 0,3887 g Kohlensäure und 0,0719 g Wasser.		
	C	H
Ber. nach $C_{18}H_{16}O_4$	72,95 %	5,44 %
Gef.	72,86 »	5,53 »

Umlagerungsversuche:  $\alpha$ - in  $\beta$ -Säure.

Versuch 1. 7,5 g  $\alpha$ -Säure wurden in 100 ccm absolutem Alkohol gelöst, wonach 3,5 g met. Natrium eingeführt wurden. Die Lösung wurde 3 St. mit Rückfluss auf dem Wasserbade gekocht, Wasser hinzugesetzt und der Alkohol verdunstet. Schliesslich neutralisierte ich nach Verdünnen und fällte mit Bariumchlorid das schwerlösliche Salz der  $\beta$ -Säure<sup>1</sup>. Aus diesem wurde die Säure freigemacht: 5,4 g mit Schmp 207—208°. (Fittig giebt 206° an.) Ausbeute 72 % der theoretischen. Aus der Mutterlauge des Salzes fielen beim Sauermachen 1,8 g Säure von Schmp 232—235° aus.

Versuch 2. Wurde wie Versuch 1 ausgeführt. Doch wurde nur  $\frac{1}{2}$  St. gekocht in alkalischer Lösung. Ausbeute 50 %.

Versuch 3. 7,5 g Säure, 150 ccm Alkohol, 7,0 g Natrium. Sieden 3 St.  $\beta$ -Säure 6,6 g von Schmp 207—208°. Entspricht 88 % Ausbeute. Aus der Mutterlauge nur 0,3 g unreine  $\alpha$ -Säure.

Versuch 4. Wie 3. Die alkalische Lösung nur  $\frac{1}{2}$  Stunde gekocht. Ausbeute 70 %.

Versuch 5. 10,0 g  $\alpha$ -Säure, 200 ccm Alkohol und 9 g Natrium (also Proportionen wie in Versuch 3). Sieden 6 St. 8,6 g  $\beta$ -Säure von Schmp 206,5—207,5°, entsprechend 86 % Ausbeute. Zurück erhaltene Säure 1,0 g, Schmp 230—231°.

Versuch 6 (mit Baryt). 1,00 g  $\alpha$ -Säure, 25 ccm Wasser und 50 ccm bei Zimmertemperatur gesättigte Barytlösung. Nach 6-tägigem Sieden wurde von der entstandenen Fällung abfiltriert. Die Mutterlauge gab beim Sauermachen 0,10 g Säure, die von einem Gemisch von  $\alpha$ - und  $\beta$ -Säure bestand. Ausbeute also mehr als 90 % an  $\beta$ -Säure.

Analyse: 0,1994 g verbrauchten in alkoholischer Lösung 13,08 ccm 0,1038-norm. Baryt. 0,1517 g Substanz gaben 0,4039 g Kohlensäure und 0,0750 g Wasser.

	C	H	Äqu.-Gew.
Ber. nach $C_{18}H_{16}O_4$	72,95 %	5,44 %	148,1
Gef.	72,61 »	5,53 »	146,9

Schmp der aus k. Essigsäure umkrystallisierten Säure 208,5—209° (korr.).

## 2. Optisch aktive Isatropasäuren.

### a) $\beta$ -Isatropasäure.

Das Neutralsalz mit l-Phenäthylamin wurde in folgender Weise gebildet. Beim Zusammenbringen von 7,5 g Säure in 75 ccm Alkohol mit etwas mehr als 6 g Base und 175 ccm Wasser schied sich etwa  $\frac{1}{3}$  der Totalmenge des Salzes

<sup>1</sup> Diese Fällung darf nicht in zu konzentrierter Lösung ausgeführt werden (hier Volumen = 300 ccm), weil dann auch das Salz der Isomere ausfallen kann. Man erwärmt c:a eine Stunde auf dem Wasserbade. Das Bariumsalz der  $\alpha$ -Säure scheidet sich bei längerer Erwärmung auch aus einer verdünnten Lösung in schönen Prismen aus.



direkt ab und beim Verdunsten in Wärme zu einem Volumen von 100 ccm noch ein Teil, so dass etwas mehr als die Hälfte in Lösung blieb. Nach dem Erkalten dieser bildeten sich schöne Prismen, mit einer geringen Anzahl von Nadeln gemischt. Die Prismen wurden ausgelesen und in Wärme mit so viel Wasser behandelt, dass sie zum Teil ungelöst blieben. Aus der Lösung wiederum Prismen. In der Kälte wurden diese in Lösung mit Wasser + ein wenig Ammoniak gebracht, wonach bei freiwilligem Verdunsten in gelinder Wärme schöne, rosettenartig gruppierte Bündel von seidenen Nadeln anschossen. Aus diesen wurde dann die Säure in Freiheit gesetzt, wobei sie zuerst eine Emulsion bildete, die allmählich zu Krystallmehl überging. Aus sehr verdünnter Lösung wurden bisweilen auch Rosetten von Prismen erhalten.

Analyse des Salzes von l-Phenäthylamin und d-Säure: 0,3043 g gaben 13,91 ccm Stickstoff (18° und 751 mm)

N: Ber. nach  $(C_8H_{11}N)_2$ ,  $C_{18}H_{16}O_4$  5,20 %; Gef. 5,19 %.

Aktive Säure:

Schmp 196,5—197°,5 (korr.).

Aktivität: 0,963 g in 7,624 ccm Lösung (in absolut. Alkohol) zeigten in 1-dm Rohr eine Drehung von + 1°,13 bei Zimmertemperatur.

$$[\alpha_D] = + 8^{\circ},95.$$

Äquivalentgewicht: 0,2079 g verbrauchten zu Neutralisation 13,51 ccm 0,1038-norm. Baryt (Lösung Wasser-Alkohol).

Äqu.-Gew. Ber. 148,1; Gef. 148,2.

Aus dem schwerlöslicheren Salze von l-Base und (unreiner) l-Säure wurde die Säure in Freiheit gesetzt. Sie fiel harzartig, wurde allmählich krystallinisch (Drehung in alkoholischer Lösung:  $[\alpha_D] = - 7^{\circ},6$ ). Salz wurde dann mit d-Phenäthylamin gebildet unter den Bedingungen, die vorher erwähnt wurden. Aus in Wärme gesättigter Lösung wurden Prismen erhalten, die indessen noch racemisch waren. Die ganze Salzmenge wurde daher mit Wasser in Wärme gelöst unter Zurücklassen des schwerlöslichsten Anteiles, u. s. w. wie oben. Das schliesslich erhaltene Salz zeigte die Eigenschaften des oben erwähnten aus l-Phenäthylamin und d-Säure.

Aktive Säure: Schmp 196,5—197°.

Aktivität: 0,380 g Säure zeigten eine Drehung von  $- 0^{\circ},44$ . Bedingungen wie vorher. Hieraus wird berechnet:

$$[\alpha_D] = - 8^{\circ},8.$$

Da die Übereinstimmung in Drehung innerhalb der Versuchsfehler liegt, betrachte ich die Spaltung als vollständig. Es war ja zwar nicht rationell, die aktive Säure aus dem leichtlöslicheren Salze zu isolieren, die Schwierigkeiten aber, die schwerlöslichere Salze zu reinigen, haben mich dazu vermocht, diese Spaltungsmethode zu verwenden.

b)  $\alpha$ -Isotropasäure.

Die inaktive Säure löste ich in ihrer 6-fachen Menge Alkohols in Wärme und brachte die Lösung mit 10 % mehr als der berechneten Menge d-Base zusammen. (Diese war mit der 6-fachen Menge Alkohols versetzt). Die Lösung füllte sich bald mit weichen Nadeln des Salzes. Gewicht der Krystalle etwa  $\frac{2}{3}$  des Gesamtgewichtes. Sie wurden dreimal aus 50-procentigem Alkohol umkrystallisiert, wobei jedesmal 5—10 % Base zugefügt wurden. Aus dem reinen Salze setzte ich die Säure in Freiheit. Sie fiel äusserst fein verteilt aus.

Analyse des Salzes von d-Phenäthylamin und d-Säure: 0,2214 g gaben 10,45 ccm Stickstoff (22° und 757 mm).

N: Ber. (siehe oben) 5,20 %; Gef. 5,30 %.

Aktive Säure: Aktivität: 0,536 g zu 7,624 ccm gelöst (abs. Alkohol) zeigten bei Zimmertemperatur in 1-dm Rohr eine Drehung von + 0°,51. Hieraus ergibt sich:

$$[\alpha_D] = + 7^{\circ},25.$$

Äquivalentgewicht: 0,2004 g verbrauchten zu Neutralisation (Wasser-Alkohol) 13,04 ccm 0,1038-norm. Baryt.

Äqu.-Gew. Ber. 148,1; Gef. 148,1.

Der Schmp ist von der Länge des Erhitzens abhängig. Wird die Säure bei 230° eingeschoben, beobachtet man die vorher erwähnten Phänomene.

Aus dem leichtlöslicheren zurückgebliebenen Anteile des Salzes mit der d-Base isolierte ich die l-Form der Säure nach zwei Methoden.

Nach der ersten liess ich, nachdem die grösste Menge des Salzes aus der Lösung ausgeschieden war, den Rückstand dieser in Vacuumexsiccator langsam abdunsten. Hierbei wuchsen Rosetten von feinen Nadeln auf einer Unterlage von schlechter ausgebildeten Krystallen hervor. Die Rosetten wurden abgetrennt, abgepresst und gewaschen. Die Säure aus ihnen — 0,567 g zu 7,624 ccm — zeigte eine Drehung (1-dm Rohr, abs. Alkohol, Zimmertemperatur) von — 0°,54, welches gibt:

$$[\alpha_D] = - 7^{\circ},26.$$

Nach der zweiten Methode wurde aus dem erwähnten, nicht einheitlichem Salze die Säure isoliert und mit l-Phenäthylamin vereinigt. Etwa  $\frac{1}{3}$  der ganzen Salzmenge krystallisierte aus. Die Säure aus diesem Salze hatte folgende Aktivität: 0,483 g zu 7,624 ccm zeigten eine Drehung von — 0°,46 (Bedingungen wie früher).

$$[\alpha_D] = - 7^{\circ},26.$$

Die Übereinstimmung ist zufällig überraschend genau. Der Polarimeter ergab indessen eine Genauigkeit von 0°,01 als Mittel bei mehreren Ablesungen.

Die Überführung von d- $\alpha$ -Isatropasäure in d- $\beta$ -Isatropasäure wurde in Übereinstimmung mit Versuch 3 oben, bei Umwandlungen der inaktiven Säuren, vorgenommen. Aus dem Bariumsalze, welches auch bei der aktiven Säure schwerlöslich ist, setzte ich die Säure in Freiheit; sie zeigte den Schmp 196—197°. Mit dem schwach gelbgefärbten Rohprodukte machte ich eine Bestimmung der Drehung, die jedoch der gelben Farbe der Lösung zufolge nur ungefähr war, und fiel diese gar zu hoch (etwa 10 %) aus. Da ich die Säure reinigen wollte, ging die ganze Menge unglücklicherweise verloren. Durch Mangel an Material war ich verhindert, den Versuch zu wiederholen.

### 3. Estersäuren.

Die  $\beta$ -Estersäure wurde folgendermassen dargestellt:  $\beta$ -Isatropasäure in ihrem 8-fachen Gewicht abs. Alkohols wurde mit Chlorwasserstoff in lebhaftem Strome gesättigt<sup>1</sup>. Man entfernt nach einigen Stunden Alkohol und Chlorwasserstoff in Vacuum mit festem Kali. Hierbei scheiden sich bald grosse Tafeln aus, neben etwas ölicher Substanz. Diese kann nun entweder durch Abpressen entfernt werden, oder auch löst man den Rückstand in Sodalösung, extrahiert diese mit Äther und macht sie schliesslich wieder sauer. Daraus gefällte Estersäure kann man in der folgenden Weise umkrystallisieren: Sie wird mit ziemlich viel hochsiedendem Benzin in der Siedehitze übergossen, wonach man Chloroform bis zu vollständiger Lösung tropfenweise hinzufügt. Nach Erkalten bilden sich kleine Bälle von Krystallen an den Wänden. Die Substanz kann auch aus Chloroformlösung mit Benzin gefällt werden.

Die  $\beta$ -Estersäure ist durchschnittlich mehr löslich als die entsprechende  $\alpha$ -Verbindung. Schmp 116° (korr.).

Analyse: 0,3019 g wurden von 9,01 ccm 0,1038-norm. Barytlösung neutralisiert.  
0,1471 g Substanz gaben 0,3990 g Kohlensäure und 0,0836 g Wasser.

	C	H	Äqu.-Gew.
Ber. nach $C_{20}H_{20}O_4$	74,05 %	6,20 %	324,1
Gef.	73,98 »	6,36 »	322,8

Über die Nicht-Verwandelbarkeit in  $\alpha$ -Estersäure liefern folgende Versuche Bericht:  $\beta$ -Estersäure wurde  $\frac{1}{2}$  Stunde mit k. Essigsäure gekocht; bei freiwilligem Verdunsten schieden sich Tafeln wieder aus von Schmp 113—114°; — 1,3 g derselben Säure wurden in 10 ccm Alkohol gelöst und einige Stunden mit gasförmigem Chlorwasserstoff bei 80° behandelt. Nach einiger Zeit destillierte ich den Alkohol ab: den Rückstand nahm ich in Sodalösung auf, extrahierte diese mit Äther und bekam beim Sauer machen die reine  $\beta$ -Estersäure zurück.

Durch Verseifung dieser Estersäure in saurer Lösung — mit Essigsäure und Salzsäure — erhielt ich aus dem Produkt durch Umkrystallisieren aus Essigsäure reine  $\beta$ -Isatropasäure (Schmp 208—209°).

<sup>1</sup> Kühlt man während der Einleitung, erhält man die  $\beta$ -Säure unverändert zurück!

Die  $\alpha$ -Estersäure wurde als ein Derivat von  $\alpha$ -Isatropasäure durch ihre Verseifung in der Kälte erwiesen:

Diese wurde durch 1-norm. Natron bewerkstelligt. Nach drei Tagen zeigte die aus der Lösung gefällte Säure das Äquivalentgewicht 148,9 (Ber. 148,1). Aus ihrer neutralen Lösung wurde zuerst etwas  $\beta$ -Isatropasäure als Bariumsalz gefällt. Die rückständige Säure, etwa 90 % der ganzen Menge, schmolz bei 235—236°.

Oben wurde angegeben, dass für das Äquivalentgewicht der  $\beta$ -Estersäure 322,8 gefunden war, in guter Übereinstimmung mit dem berechneten Werte 324,0. Eigentümlicherweise fand ich für die isomere  $\alpha$ -Estersäure in einem Versuche 307,5 und 305,2, nach nochmaligem Umkrystallisieren 305,4. (Schmp 186°. Lösungsmittel Alkohol und Wasser, Indikator Phenolphthalein. Der Umschlag bleibt für einen Tropfen 0,1-norm. Lauge einige Minuten stehen). Da dieser Umstand gegen die aufgestellte Formel spricht, habe ich die Substanz einer vollständigen Analyse unterzogen:

0,1476 g gaben 0,3970 g Kohlensäure und 0,0816 g Wasser.

	C	H
Ber.	74,05 %	6,20 %
Gef. (Smith)	73,36 »	6,18 »
Gef. (Liebermann)	73,50; 73,47; 73,19 »	6,36; 6,37 »

Die Substanz ist sehr schwer verbrennlich, wie auch Liebermann fand. Diese Eigenschaft aber ist mit den übrigen hier besprochenen Verbindungen gemeinsam, für welche bessere Übereinstimmung zwischen berechneten und gefundenen Werten gefunden wurde. Bis weiter mag indessen die Erklärung des besprochenen Sachverhalts dahinstehen.

Lund, Chem. und Med.-chem. Laboratorium der Universität, Febr. 1917.



# NÅGRA LAUEDIAGRAM AV FÄLTSPAT

AV

ASSAR HADDING

---

MED 2 TAVLOR OCH 7 TEXTFIGURER

(MIT ZUSAMMENFASSUNG IN DEUTSCHER SPRACHE)



LUND  
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG  
OTTO HARRASSOWITZ

Der K. Physiographischen Gesellschaft am 13. februar 1918 vorgelegt.

LUND 1918  
HÅKAN OHLSSONS BUCHDRUCKEREI

Till undersökningen av kristaller med hjälp av Röntgenljus knyts med fullt skäl de största förväntningar. Trots det att endast få år förflutit sedan de första försöken igångsattes av LAUE, ha dock redan synnerligen värdefulla undersökningar gjorts, framför allt rörande kristallstrukturen. Tyvärr äga de mineralogiska institutionerna i allmänhet ännu ej nödig apparatur för dessa undersökningars utförande, men i den mån dylik hinnes inskaffas kommer säkerligen ett intensivt arbete att bedrivas på detta område.

Vid undersökningen av kristaller med Röntgenstrålning ha skilda metoder kommit till användning; av dessa äro BRAGGS och DEBYES särskilt lämpade för undersökning av kristallstrukturen, under det att den s. k. LAUE-metoden i detta hänseende äger mindre möjligheter. Den har å andra sidan gentemot övriga metoder den förtjänsten, att den ger en mera direkt bild av kristallernas symmetriförhållanden. Metoden medger visserligen en beräkning av atomplanens läge i förhållande till kristallaxlarna, men däremot ej av deras inbördes avstånd. Trots det att denna metod således ej i alla hänseenden erbjuder samma möjligheter som de övriga, kommer den dock säkerligen att användas vid sidan av dem, inte minst vid förundersökningen av kristaller med mera komplicerad struktur.

De Laue-diagram, som behandlas i denna uppsats, äro upptagna å Lunds Universitets Fysiska institution. Endast tack vare det intresse, som institutionens t. f. föreståndare, docent M. SIEGBAHN, visat undersökningen, har den kunnat utföras. Omkring 25 plåtar hava exponerats, vardera under 4—6  $\frac{1}{2}$  timme. Nästan alla exponeringarna hava övervakats av fil. lic. K. A. WINGÅRDH. Jag vill här betyga min tacksamhet för den beredvillighet, med vilken han utfört detta tålamodsprövande och i sig själv skäligen ointressanta arbete.

Jag vill även frambära mitt tack till överingenjör G. DALÉN, vilken bekostat den för undersökningen nödvändiga högspänningsgeneratorn.

Ehuru några av de erhållna diagrammen i godhet kunna mäta sig med de bästa som överhuvud upptagits, visa dock de långa exponeringstiderna, att den använda apparaturen ej varit fullt lämplig för dessa undersökningar. Det är emellertid att hoppas, att bättre möjligheter snart nog skola kunna skapas även för de kristallografiska arbetena.

## Apparatur och upptagningar.

**Generator.** Den för undersökningarna nödiga högspända elektriska strömmen erhöles från en till stadens ledningsnät ansluten röntgengenerator av SIEMENS och HALSKES tillverkning. Spänningen å rören har varit ungefär 60,000 volt.

**Röntgenrör.** Flertalet av upptagningarna äro gjorda med ett wolfram-rör. Tyvärr förbrukades detta rör så småningom och det följdes snart nog av ett andra, ett vattenkylt terapierör. Med detta erhöles endast ett par goda plåtar. Det tredje och sist använda röret, även det ett vattenkylt terapierör, höll endast en kort tid och gav relativt dåliga resultat. Av brist på rör har undersökningen tillsvidare måst avbrytas.



Fig. 1 a.

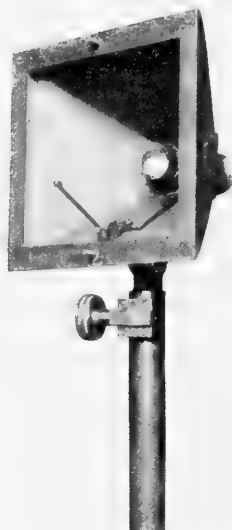


Fig. 1 b.

- a. Kamera med kassett och blyspalt löstagna.  
 b. Kamerans inre. Å blyspalten synes kitt (vitt) för preparatets fästande. Blycylindern för den direkta strålens avbländande sitter å en vridbar stång. Den är nu ersatt av en blyknapp sittande direkt på kassetten.

**Kamera.** För upptagningarna har använts en för ändamålet särskilt konstruerad kamera av det utseende som fig. 1 visar. »Bälgen» är gjuten i bly; den har formen av en ihålig, stympad, fyrsidig pyramid. Å dennas toppyta är fastsatt ett kort messingsrör med axeln vinkelrät mot pyramidens bas. I messingsröret är *blyspalten* inskjuten. Den utgöres av en i ett messingsrör gjuten blycylinder, i vars axel finnes en urborrning med omkring 1 mm diameter. Vid pyramidens bas fästes kassetten medelst tvenne skruvar. *Kassetten* är av messing och svart papper. Den är avsedd för plåtar i storleken  $8 \times 8$  cm. Kristallpreparatet fästes å blyspaltens mot kassetten vända sida. Avståndet mellan preparatet och plåten kan regleras genom spaltens ut- eller inskjutning i messingsröret. I den punkt där en stråle



genom blyspalten träffar kassetten, finnes en liten cylindrisk *bländare* av bly. Denna absorberar den »direkta röntgenstrålen». Diagrammen komma på grund av denna enkla anordning att vara fria från den stora och mycket störande mittfläcken, vilken utmärker alla äldre upptagningar.

Kameran är uppfäst å ett stativ, som medger såväl dess vridning i horisontal- och vertikalplanet som dess förskjutning i höjded.

**Preparat.** Vid upptagningarna hava huvudsakligen använts fältspatspaltstycken efter ytan P (001). Tjockleken har växlat mellan 0.1 och 0.5 mm. I de flesta fall har preparatet kunnat fästas direkt å blyspalten framför dess urborring, i några fall har det dock på grund av sin ringa storlek först måst fastsättas å en täckglas-skärva.

**Avstånd och orientering.** Genom försök har det utrönts, att avståndet mellan preparatet och plåten lämpligen bör vara 30–50 mm. Är avståndet avsevärt större, bliva fläckarna svaga och mycket spridda, är avståndet däremot mindre, bli de inre zonbågarna så små att fläckarna i dem flyta samman.

Preparaten hava i regel orienterats så att röntgenstrålarna fallit vinkelrät mot (001). Vid upptagningar med preparat av triklin fältspat ha emellertid strålarna i några fall varit parallella med M-ytan (010). Såväl avståndsställningen som orienteringen kunna under vissa betingelser kontrolleras genom undersökningen av det erhållna diagrammet (se sid. 8).

**Upptagningarna.** Exponeringstiden har vanligen varit 5 timmar. Då rören, framför allt det luftkylda, ej tålt vid att vara i ständigt bruk under så lång tid, har strömmen alltsomoftast måst avbrytas och ett avbrott därmed göras i exponeringen. Härigenom har tiden för en upptagning stundom kommit att utsträckas till 7 å 8 timmar.

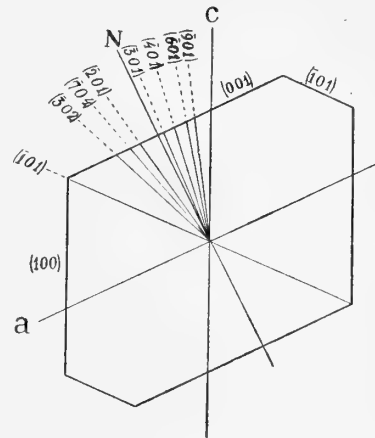


Fig. 2.

Monoklin fältspat i snitt parallellt med (010). Å fig. äro utmärkta några plan, som bilda en liten vinkel med normalen (N) mot (001).

## Diagrammen.

**Diagramfläckarnas styrka.** Diagramfläckarnas styrka (= graden av svärtingen av den fotografiska plåten) står givetvis i direkt förhållande till intensiteten hos motsvarande sekundärstrålar, och denna är i sin tur, såsom BRAGG visat, beroende av atomtätheten å det reflekterande planet. Å sneda diagram är dock i allmänhet av tvenne likvärdiga punkter den ena märkbart svagare än den andra, beroende därpå, att de strålar som frambringat dem haft olika lång väg att passera mellan kristallen och plåten. För röntgenstrålarna gäller nämligen som bekant liksom för vanligt ljus, att intensiteten är omvänt proportionell mot kvadraten på avståndet.

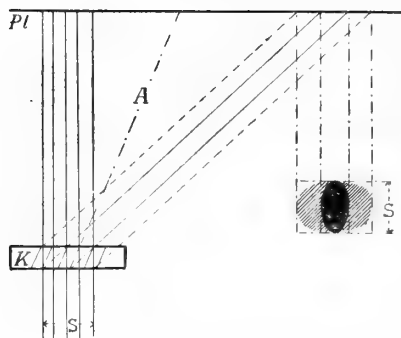


Fig. 3.

Schematisk teckning visande uppkomsten av elliptiska fläckar. *K* kristallpreparat, *A* ett reflekterande atomplans läge, *S* diametern av det infallande strålnippet, *Pl* fotografiska plåten. Av sekundärstrålarna hava de som ligga mellan de heldragna linjerna genom interferens erhållit större intensitet än de som ligga utanför dessa linjer.

Ofta kan man emellertid märka, att även å fullt symmetriska diagram likvärdiga punkter visa olika styrka, utan att man därför har anledning att sluta sig till olikvärdiga ytor. Fastmera får man i dylika fall snarast förmoda, att den fluorescerande skärm, som placeras framför den fotografiska plåtens ljuskänsliga hinna, ej verkat likartat å plåten, beroende på ojämnheter i densamma eller kanske snarare därpå, att den ej legat jämnt tryckt intill plåten.

**Fläckarnas form** växlar något, beroende på preparatets tjocklek, glansvinkeln och absorptionen. Är preparatet tunt i förhållande till diametern hos det infallande strålnippet, bli fläckarna oftast elliptiska med längsta axeln vinkelrät mot reflexionsplanet, är det däremot relativt tjockt, blir formen mera cirkelrund. Av sekundärstrålarna förmå ofta endast de som genom interferens erhållit den största intensiteten märkbart svärta plåten. (Jmf. fig. 3.)<sup>1</sup>

### Om uppmätning och beräkning av Laue-diagrammen.

För beräkning av Laue-diagrammen uppmätas 1) avståndet (*CP*) mellan diagrammets centrum *C* (= centralfäckens mitt) och varje diagramfläck (fig. 4), 2) vinkeln ( $\varphi$ ) mellan en känd riktning å diagrammet (t. ex. normalen mot ytan 010) och föreningslinjen mellan centrum och ytpunkten (diagramfläcken).

Glansvinkeln  $\alpha$ , d. v. s. vinkeln mellan den infallande strålen och det reflekterande planet, beräknas enligt formeln

$$\operatorname{tg} 2\alpha = \frac{CP}{CK}$$

vari *CK* anger avståndet mellan kristallen och den fotografiska plåten. Genom  $\alpha$  och  $\varphi$  är det reflekterande atomplanets läge bestämt, och dess parameterförhållande kan beräknas där-  
est man känner kristallaxlarnas läge inom preparatet.

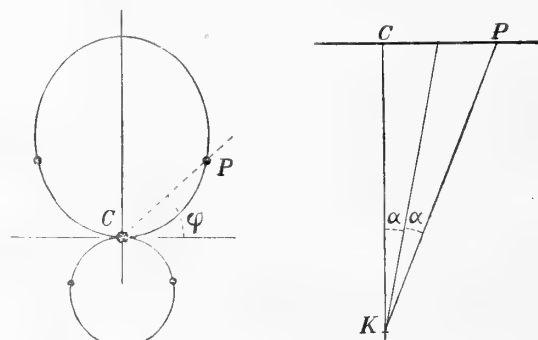


Fig. 4 a och b.

- a. Schematisk teckning av ett Laue-diagram.  
b. tvärsnitt genom diagrammet och kristallen, *K*.  
*KC* = direkta strålen, *KP* sekundärstråle.

<sup>1</sup> W. L. BRAGG visar (1914, sid 167), att även andra förhållanden än de här nämnda kunna ge anledning till elliptiska fläckar å diagrammen.

Beräkningen av diagrammen förenklas i hög grad, om man, såsom i allmänhet är fallet, å desamma kan finna zonsammanband mellan flera punkter. Genom beräkning av parameterförhållandet för tvenne fläckar (plan) å en zon är denna känd, och för beräkning av övriga fläckar (plan) i zonen är det vanligen tillräckligt att uppmäta vinkeln  $\varphi$ .

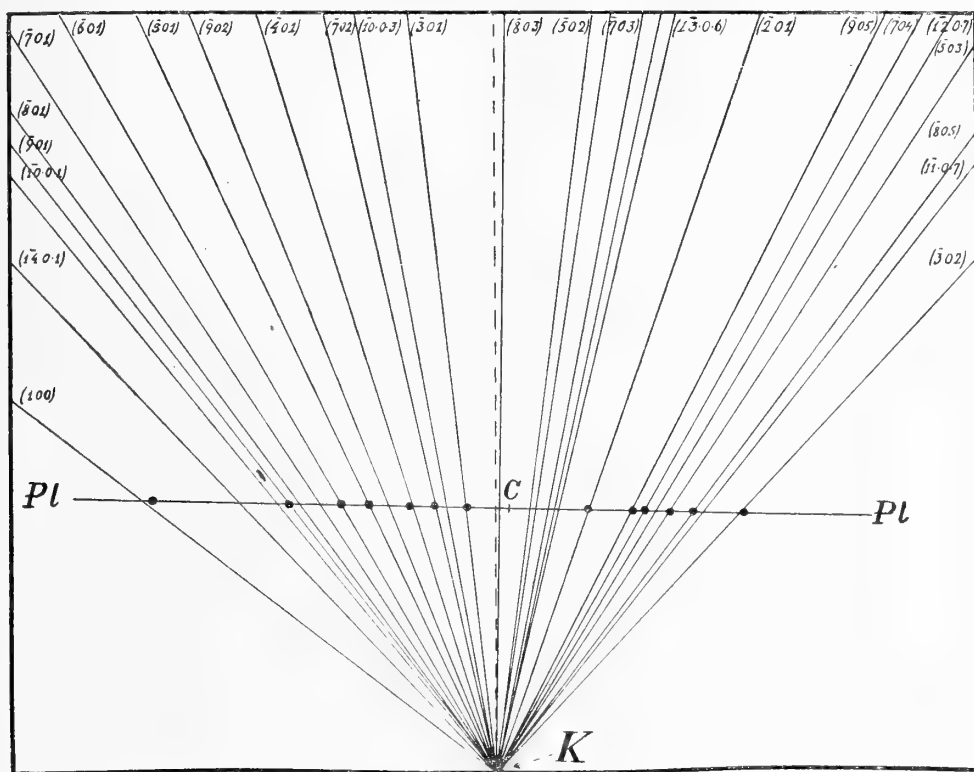


Fig. 5.

Figuren visar riktningen av de sekundärstrålar som kunna förmodas uppträda i symmetriplanet hos monoklin kalifältspat vid bestrålning vinkelrät mot basis. Vid varje stråle är index för det reflekterande planet angivet.  $K$  kristallpreparatets läge. Den streckade linjen är normalen mot basis. Linjen  $Pl$  visar läget av den fotografiska plåten vid upptagningen av *adular*-diagrammet, tavla II. Punkterna å linjen äro avstuckna efter de i symmetriplanet liggande diagrampunkterna, och efter de konstruerade zonbågarna.  $C$  är diagrammets centrum; dess läge vid sidan om normalen visar att preparatet ej varit fullt orienterat.

(Avvikningen är ungefär  $3^{\circ}$ .)

Uppmätningen av diagrammen kan även förenklas därigenom, att man konstruerar ett stereografiskt nät, som tillåter en direkt avläsning av såväl  $\alpha$  som  $\varphi$  för varje punkt å diagrammet. (Jämför RINNE 1916 a, sid. 13.) För att nätet skall kunna användas fordras emellertid, dels att detsamma skall vara uppgjort med en bestämd radie, motsvarande avståndet mellan kristallen och den fotografiska plåten, dels att kristallen bör vara noggrant orienterad i förhållande till den infallande strålen.

Till god hjälp vid beräkningen av diagrammen äro även teckningar, som konstrueras så att de visa riktningen av de sekundärstrålar, som ligga i ett visst,

inom diagrammet lätt igenkännligt, plan, t. ex. i ett symmetriplan. Då sekundärstrålarna, d. v. s. de reflekterade strålarna, med normalen mot plåten (= infallande eller direkta strålen) bilda en vinkel, som är lika med dubbla glansvinkeln, är teckningen lätt konstruerad (se fig. 5). Teckningen kan användas för alla upptagningar å samma eller lika preparat oberoende av det avstånd, som funnits mellan

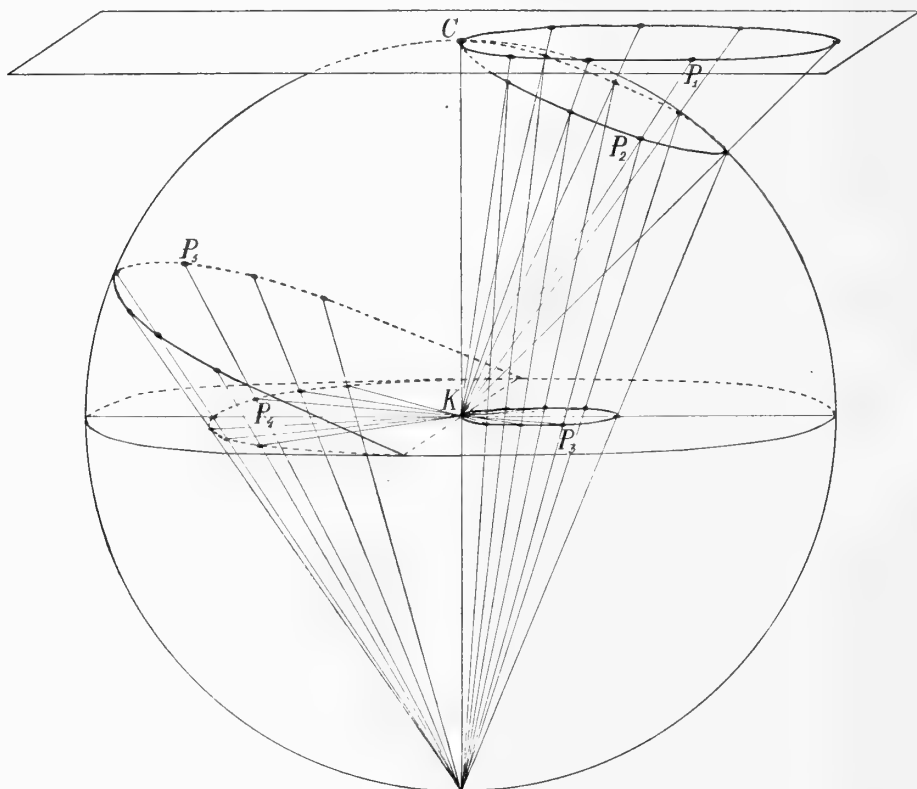


Fig. 6.

Teckningen avser att åskådliggöra förhållandet mellan ett diagram, dess sfäriska och stereografiska projektion samt den stereografiska och sfäriska projektionen av de reflekterande planen.  $P_1$ ,  $P_2$  etc. äro varandra motsvarande punkter i de olika projektionerna.  $K$  kristallpreparatet,  $C$  diagrammets centrum.

kristallen och plåten under exponeringen. Inte minst fördelaktig är teckningen då det gäller att undersöka ett diagram, som genom en mindre god orientering av kristallen blivit något snett. Sedan man längs kanten av ett papper efter diagrammet utprickat läget av punkterna i zonen, kan man genom papperets lämpliga förskjutning å teckningen lätt nog finna ett sådant läge, att diagrampunkterna passa till teckningens linjer. Punktradens läge anger då storleken av en eventuell felorientering av preparatet eller av plåten ävensom avståndet mellan plåt och kristall.

Beräkningen av diagrammet underlättas och kontrolleras även genom upprättandet av en stereografisk projektion över de reflekterande atomplanen. Givetvis kan även en gnomonisk projektion härvid komma till användning.

### Avbildning av Laue-diagram.

Enklast avbildas Laue-diagrammen genom fotografisk kopiering av plåten (se tavl. I). De svagare punkterna komma emellertid vid dylik kopiering ej till sin rätt och bliva ofta till en stor del omöjliga att iakttaga. Bättre resultat erhålles, om punkterna med bläck utprickas å plåtens glassida och därefter med hjälp av gelatinpapper överföres å ritpapper. De svagaste punkterna upptäckas lättast, om plåten skjutes över ett starkt belyst, ljust underlag.

För att ge en bild av zonsammanhanget mellan diagrampunkterna är det lämpligast att konstruera en stereografisk projektion av diagrammet. Sekundärstrålarna i en zon ligga, såsom fig. 6 visar, på ytan av en kon, vars spets befinner sig i kristallpreparatet. Då skärningslinjen mellan den fotografiska plåten och konens yta är en ellips (parabel eller hyperbel), är däremot konytans skärning med den kristallen omgivande sfären en cirkel; denna bibehåller som bekant sin form då den överföres i en stereografisk projektion. Det ursprungliga diagrammets elliptiska zonbågar kunna vi således ersätta med zoncirklar; att avbildning härigenom i hög grad underlättas, behöver ej framhållas. Förhållandet mellan den stereografiska projektionen av diagrammet och projektionen av de reflekterande planen framgår av fig. 7.

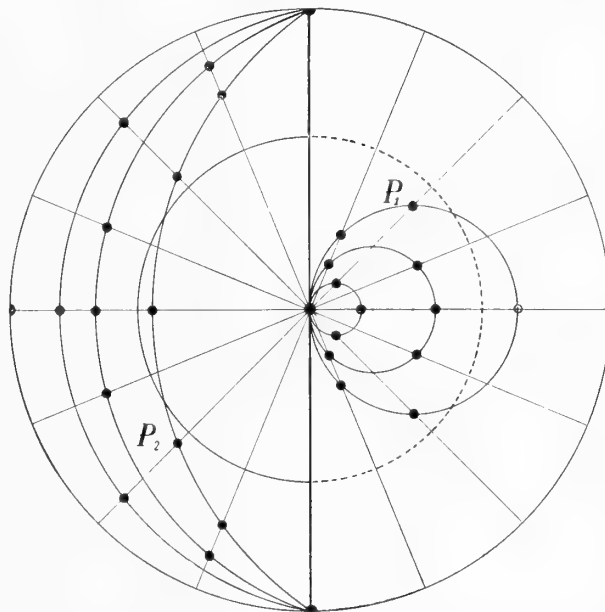


Fig. 7.

Stereografisk projektion av ett Laue-diagram (till höger) och av de motsvarande atomplanen (till vänster).  $P_1$  och  $P_2$  äro varandra motsvarande projektionspunkter. Om  $C$  är projektionens centrum är  $CP_2 + \frac{1}{2} CP_1 = 90^\circ$ . Den streckade halvcirkeln anger läget av sekundärstrålar, som med den direkta strålen bildat  $60^\circ$ , maximivinkeln under de gjorda upptagningarna.

### Lauediagram av monoklin fältspat.

Upptagningar ha gjorts med tre monoklina fältspater, nämligen med *adular* från Eggishorn, med *ortoklas* från Alve och med *hyalofan* från Binnenthal. Trenne upptagningar gjordes med olika preparat av sistnämnda mineral, men intet av diagrammen var tillräckligt tydligt för att kunna beräknas<sup>1</sup>. Upptagningarna med *adular* och *ortoklas* beskrivas närmre i det följande.

<sup>1</sup> En under tryckningen gjord upptagning gav något bättre resultat och återfinnes det erhållna diagrammet i fig. 3 å tavl. I.

**Adular från Eggishorn.** Preparatet erhöles ur en glasklar kristall genom spaltning efter (001). Spaltstyckets tjocklek var 0.18 mm. Vid dess montering i kameran kom det att sitta något snett i förhållande till den infallande strålen. Avståndet mellan kristallen (preparatet) och den fotografiska plåten var 34.9 mm<sup>1</sup>. Exponeringstiden var 4 timmar. För exponeringen användes ett terapierör med wolframantikatod. Tämligen hård strålning användes under större delen av exponeringstiden. Fria gniststräckan var ända till 19 cm.

Diagrammet är, om vi frånse en obetydlig snedhet, symmetriskt, och punkterna å diagrammets ena hälft återfinnas i regel även å den andra, utbildade med lika styrka. Snedheten har sin grund i preparatets något oriktiga uppställning. Felorienteringen belöper sig till ungefär 3° såväl i symmetriplanet som i den mot detta vinkelräta riktningen<sup>2</sup>.

Å diagrammet ha iakttagits 144 punkter, motsvarande 75 olika former. De zoner, vilkas axlar ligga i symmetriplanet, äro tämligen framträdande i diagrammet och kunna bestämmas genom beräkning av det i zonen ingående ortodomat. Å tavl. II återgives en stereografisk projektion av diagrammet.

Vidstående tabell 1 visar de uppmätta värden, som legat till grund för bestämningarna av atomplanen, jämförda med de för samma plan beräknade värdena. Vid beräkningen av dessa senare har jag utgått från adularens geometriska konstanter:  $a : b : c = 0.6585 : 1 : 0.5554$  och  $\beta = 116^{\circ}.3'$ .

**Ortoklas från Alve.** Preparatet var ett spaltstycke efter (001) av en svagt röd kristall. Tjockleken hos preparatet varierade mellan 0.75 och 0.55 mm. Avståndet mellan preparatet och kristallen var 36.9 mm. Plåten exponerades i 4 timmar.

Diagrammet visar mycket tydliga, men relativt få punkter. Symmetrin är synnerligen framträdande. De observerade atomplanen återfinnas i tabell 2.

### Lauediagram av triklin fältspat.

Vid flertalet av de gjorda upptagningarna har preparatet utgjorts av en triklin fältspat. Goda diagram föreligga av *mikrolin*, *albit*, *oligoklas*, *andesin*, *labradorit* och *anortit*. För ett säkert bedömande av dessa diagram och framför allt av deras inbördes förhållande krävas ytterligare upptagningar, och därför skall här (i tab. 2) endast angivas resultaten av ett par beräkningar. Redan nu vill jag emellertid framhålla den nära nog fullkomliga överensstämmelsen i atomplanens utbildning, som, enligt vad diagrammen ge vid handen, förefinnes hos samtliga monoklina såväl som triklina fältspatformer.

<sup>1</sup> Avståndet räknas från den av preparatets ytor, som ligger närmast röntgenröret och således längst från plåten.

<sup>2</sup> Felorienteringens storlek är bestämd med hjälp av tvenne grafiska teckningar, av vilka den ena återfinnes å sid. 7 fig. 5.

TABELL 1

över de å adulardiagrammet iakttagna punkterna. De uppmätta vinklarna  $\alpha$  överensstämna synnerligen väl med de beräknade. Värdena å vinkeln  $\varphi$  äro mindre goda,  $\Delta$  belöper sig ofta till  $\pm 1^\circ$ .

Zon	Atomplan	$\alpha$ Beräknad	$\varphi$		Zon	Atomplan	$\alpha$ Beräknad	$\varphi$	
			Beräknad	Uppmätt				Beräknad	Uppmätt
[O k l]	(071)	15° 58'	0° 0'	0° 0'	[4 k 1]	(401)	8° 44'	90° 0'	90° 0'
	(081)	14° 4'	"	"		(411)	—	80° 39'	79° 45'
	(091)	12° 33'	"	"		(421)	—	71° 47'	71° 10'
	(0.12.1)	9° 29'	"	"		(441)	—	56° 38'	56° 0'
			"	"		(461)	—	45° 21'	45° 15'
	(1.16.3)	19° 30' 2)	5° 25'	5° 12'		(481)	—	37° 13'	37° 20'
	(291)	19° 30' 2)	18° 39'	19° 30'					
	(5.25.2)	16° 0' 2)	16° 54'	17° 12'					
	(9.24.2)	22° 15' 2)	29° 40'	30° 0'					
	(16.20.1)	23° 0' 2)	50° 32'	49° 48'					
[h k o]	(100)	26° 3'	90° 0'	90°	[7 k 2]	(701)	6° 23'	90° 0'	—
	(110)		56° 38'	56° 0'		(712)	—	84° 38'	84° 45'
	(230)		45° 21'	45° 30'		(732)	—	74° 16'	73° 50'
	(8.15.0)		39° 0'	39° 0'	[3 k 1]	(301)	3° 16'	90° 0'	—
	(120)		37° 13'	37° 30'		(612)	—	83° 44'	83° 30'
	(130)		26° 51'	26° 10'		(311)	—	77° 37'	77° 10'
	(4.15.0)		22° 3'	22° 15'		(331)	—	56° 38'	57°
	(140)		20° 47'	20° 20'		(351)	—	42° 20'	42°
[14. k . 1]	(14.0.1)	21° 31'	90° 0'	—	[2 k 1]	(201)	9° 43'	90° 0'	90° 0'
	(14.5.1)	—	76° 46'	76° 0'		(623)	—	77° 37'	77° 0'
[9 k 1]	(901)	18° 53'	90° 0'	—		(211)	—	71° 47'	71° 30'
	(931)	18° 53'	77° 37'	77° 30'		(221)	—	56° 38'	56° 0'
		—	62° 53'	62° 45'		(231)	—	45° 21'	48° ?
[8 k 1]	(801)	17° 57'	90° 0'	—		(241)	—	37° 13'	39° 47'
	(861)	—	63° 43'	60° 0'		(261)	—	26° 51'	27° 0'
	(8.10.1)	—	50° 32'	49° 0'	[9 k 5]	(905)	13° 44'	90° 0'	—
[7 k 1]	(701)	16° 43'	90° 0'	—		(955)	—	69° 54'	70° 0'
	(751)	—	64° 49'	64° 25'	[7 k 4]	(704)	14° 52'	90° 0'	—
[6 k 1]	(601)	15° 3'	90° 0'	90° 0'		(714)	—	84° 38'	85° 0'
	(621)	—	77° 37'	77° 30'		(734)	—	74° 16'	73° 50'
	(641)	—	66° 18'	65° 0'		(754)	—	64° 49'	64° 50'
	(681)	—	48° 43'	48° 50'		(774)	—	56° 38'	56° 30'
	(6.12.1)	—	37° 13'	37° 30'		(794)	—	50° 4'	49° 30'
					[5 k 3]	(503)	16° 52'	90° 0'	90° 0'
[5 k 1]	(501)	12° 40'	90° 0'	90° 0'		(523)	—	75° 15'	74° 50'
	(531)	—	68° 26'	67° 50'		(533)	—	68° 26'	68° 0'
	(571)		47° 20'	47° 30'		(553)		56° 38'	56° 0'
						(593)		40° 9'	41° 30'

Zon	Atomplan	$\alpha$ Beräknad	$\varphi$		Zon	Atomplan	$\alpha$ Beräknad	$\varphi$	
			Beräknad	Uppmätt				Beräknad	Uppmätt
[8 k 5]	(805)	18° 34'	90° 0'	90° 0'	[1 k 1]	[101]	39° 44'	90° 0'	—
	(825)	—	80° 39'	50° 30'		(272)		23° 27'	23° 0'
	(845)	—	71° 47'	71° 40'		(151)		16° 54'	17° 0'
	(885)	—	56° 38'	56° 0'		(171)		12° 14'	12° 15'
	(8.22.5)	—	28° 55'	29°		(191)		9° 30'	9° 30'
[11 k 7]	[11.0.7]	19° 21'	90° 0'	—	[2 k 3]	[203]	55° 47'	90° 0'	—
	(11.3.7)	—	79° 49'	80° 0'		(2.14.3)		12° 14'	12° 45'
[3 k 2]	[302]	21° 42'	90°	—					
	(332)	—	56° 38'	56° 0'					
	(372)	—	33° 3'	33° 0'					
	(392)	—	26° 51'	27° 0'					
	(3.11.2)	—	22° 30'	22° 45'					

TABELL 2.

Plan	Adular	Ortoklas	Mikroklin	Albit	Anortit	Plan	Adular	Ortoklas	Mikroklin	Albit	Anortit	Plan	Adular	Ortoklas	Mikroklin	Albit	Anortit
(110)	+			+		(791)				+		(201)	⊕	+	⊕	⊕	+
(230)	+			+		(601)	+			+		(623)	+		+	+	+
(8.15.0)	+	+			+	(621)	+	+		+	+	(211)	⊕	⊕	⊕	⊕	+
(120)	+		+	+		(641)	+	+	+	+	+	(221)	⊕	⊕	⊕	⊕	
(250)		+	+	+	+	(681)	+	+	+	+	+	(231)	+		+	⊕	
(130)		+	+	+	+	(6.12.1)	+				+	(241)	⊕	⊕	⊕	⊕	
(4.15.0)	+	+	+	+	+	(501)	+	+		+	+	(261)	+		+	+	
(140)	⊕	⊕	⊕	⊕	⊕	(511)				+		(935)			+	+	
(160)	+	+		+		(531)	+			+		(955)	+	+	+	+	
(14.5.1)	+					(551)				+		(975)		+	+	+	
(10.2.1)				+		(571)	+	+	+	+	+	(995)		+	+	+	
(10.6.1)				+		(401)	+	+	+	+	+	(9.12.5)		+		+	
(10.8.1)				+		(411)	+	+		+	+	(714)	+		+	+	+
(10.10.1)				+		(421)	+		+	+	+	(731)	+		+	+	+
(911)				+		(441)	⊕	⊕	⊕	⊕	⊕	(754)	+		+	+	+
(931)	+					(461)	⊕	⊕	⊕	⊕	⊕	(774)	+	+		+	+
(971)	+			+		(481)	+	+	+		+	(794)	+		+	+	+
(801)				+		(712)	+			+	+	(503)	+			+	
(821)				+		(732)	+	+		+	+	(523)	+		+		
(841)				+		(752)				⊕		(533)	+		+	⊕	+
(861)	+				+	(792)				+		(553)	+		+	⊕	+
(881)				+		(301)				+	+	(593)	+				
(8.10.1)	+			+		(612)	+	+			+	(805)	+		+	+	
(8.12.1)				+		(311)	+	+	+	+	+	(825)	+		+	+	+
(731)				+		(331)	⊕	⊕	⊕	⊕	⊕	(845)	+		+	+	+
(751)	+			+	+	(351)	+			+		(885)	+		+	+	+



## Zusammenfassung.

Die Lauediagramme von Feldspäten, die hier besprochen werden, sind sämtlich mit den Spaltblättchen nach der Basis aufgenommen. Ausser aus den Wolfram-öhrn besteht die Apparatur aus einem Röntgengenerator von Siemens & Halske und einer Kamera, gebaut von A. B. Vetenskapliga Instrument in Lund. Die Konstruktion dieser Kamera zeigen Figg. 1 a und 1 b. Sie ist in Blei gegossen. Das Präparat wird direkt an einen durchgebohrten Cylinder befestigt, der als Spalte dient. Der Abstand zwischen dem Präparat und der photographischen Platte wird durch das Verschieben des Cylinders geregelt. Der primäre Röntgenstrahl wird durch einen an die Kassette oder an einen drehbaren Arm befestigten Bleiknopf abgeblendet. Einige zwanzig photographische Aufnahmen von Feldspatpräparaten sind gemacht worden. Der Abstand des Präparats von der photographischen Platte war 30—50 mm. Die Expositionszeit war meist etwa 5 Stunden.

Hinsichtlich der Diagramme wird hervorgehoben, dass die ziemlich häufigen Unregelmässigkeiten in der Intensität der Flecke am öftesten auf den fluoreszierenden Schirm zurückzuführen sind, der vor die photographische Platte gestellt worden war. Die elliptische Form der Flecke dürfte durch die Interferenz der Sekundärstrahlen entstanden sein. (Vergl. Fig. 3, wo *K* Kristallpräparat ist, *P* photographische Platte, *A* Richtung der reflektierenden Atomfläche, *S* Durchmesser des einfallenden Strahlenbündels. Von den Sekundärstrahlen haben diejenigen, die zwischen den Strichlinien liegen, infolge Interferenz die grösste Intensität erhalten und geben einen elliptischen Fleck.)

Betreffs der Messung und der Berechnung von Lauediagrammen wird betont, wie nützlich einem die Projektionen sind namentlich beim Feststellen des Zonenverbandes der verschiedenen Flecke. In hohem Grade wird die Berechnung erleichtert, wenn das Parameterverhältnis des Kristalls bekannt ist, und man gestützt darauf die Richtung derjenigen Sekundärstrahlen markiert, die bei einer gewissen Orientierung des Präparats in einer im Diagramme leicht erkennbaren Ebene zu liegen kommen. Fig. 5 stellt eine solche Zeichnung dar; bei Bestrahlung senkrecht zu Basis (parallel der gestrichelten Linie der Fig.) können in der Symmetrieebene des Kristalls (in diesem Fall des Adulars) Sekundärstrahlen längs den gezogenen

Linien der Zeichnung auftreten. Die Schnittpunkte zwischen diesen Linien und der photographischen Platte (Linie *Pl* in Fig. 5) fallen mit den Diagrammflecken in der Symmetriezone zusammen. Mit Hilfe der obenerwähnten Zeichnung kann die Grösse der etwaigen Fehlorientierung leicht gemessen werden, und ausserdem erlaubt sie ein Kontrollieren des Abstands zwischen dem Präparat und der photographischen Platte.

In Tabelle 1 sind die bei der Berechnung des Adulardiagramms erhaltenen Werte angegeben worden. Aus dem Parameterverhältnis ist der Winkel  $\alpha$  für die Flächen der Symmetriezone berechnet worden, und die Diagrammflecke dieser Zone wurden derart, wie es in Fig. 5 dargestellt ist, bestimmt. Einige Punkte, z. B. (100)t wurden dadurch erhalten, dass Zonenlinien (Ellipsen) am Diagramme konstruiert wurden. Taf. II zeigt eine stereographische Projektion desselben Diagramms.

Ausser dem Adular wurden mehrere andere Feldspatdiagramme berechnet. Die grosse Übereinstimmung zwischen den monoklinen und den triklinen Formen ist augenfällig. Wesentlich die gleichen Flecke treten in den Diagrammen auf und der einzige Unterschied scheint die verschiedene Symmetrie zu sein. Wenn die triklinen Präparate derart orientiert wurden, dass die Bestrahlung parallel der Zwillingssebene erfolgte, sahen die erhaltenen Diagramme den monoklinen Feldspatdiagrammen vollkommen gleich.

---

## Litteraturförteckning.

- BRAGG, W. H. and W. L. BRAGG, 1916, X rays and crystal structure. London.
- BRAGG, W. L., 1914, Die Beugung kurzer elektromagnetischer Wellen durch einen Kristall. — Zeitschr. f. anorgan. Chemie Bd 90. — Originaluppsats i Proc. Cambridge Phil. Soc. Vol. 17 (1912).
- RINNE, F., 1915, 1916 a, Beiträge zur Kenntnis der Kristall-Röntgenogramme. Mitteilungen I, II. — Berichte über die Verhandl. d. Königl. Sächsischen Ges. d. Wissensch. zu Leipzig. Matem.-Physik. Klasse. Bd 67 (1915), 68 (1916).
- , 1916 b, Beiträge zur Kenntnis des Feinbaus der Kristalle. — N. Jahrb. f. Mineral., Geol. u. Pal. Jahrg. 1916, Bd 2.
-

## Förklaring till tabell 1 och 2.

I tabell 1 äro bland atomplanen upptagna några som motsvara konstruerade, icke observerade diagrapunkter. Dessa atomplan äro utmärkta genom zonklammer, t. ex. [801]. Vinkeln  $\alpha$  är endast beräknad för några få ytor, särskilt de i symmetriplanet liggande. De å diagrammet starkast framträdande punkterna äro i tabellen utmärkta genom fetstil. Några av de i tabellen medtagna punkterna äro mycket svaga och kunna möjligen ha gett anledning till feltolkning.

I tabell 2 äro observerade (beräknade) diagrapunkter utmärkta med ett kryss, starkare punkter med kryss i ring. De triklina diagrammen äro ej fullständigt beräknade.

## Förklaring till tavla I.

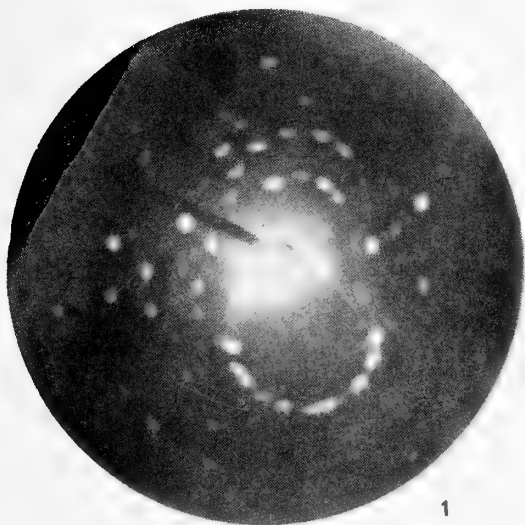
Figurerna visa fotografiska kopior av Lauediagram.

1. *Oligoklas*, Brömsbo, Tvedestrand, Norge. Avstånd 46,5 mm. Exponeringstid  $4\frac{1}{2}$  tim. Bländare å stång, ej väl inställd.
2. *Labradorit*, Labrador. Avstånd 44,4 mm. Exponeringstid 5 tim. Bländare å stång.
3. *Hyalofan*, Binn, Schweiz. Avstånd 39 m. m. Exponeringstid 7 tim. Bländare å kassetten. (Underexponerad plåt.)
4. *Rörsocker*, kopia efter RINNE 1915. Bilden är medtagen för att visa det störande inflytande den icke avbländade, direkta strålen kan utöva.

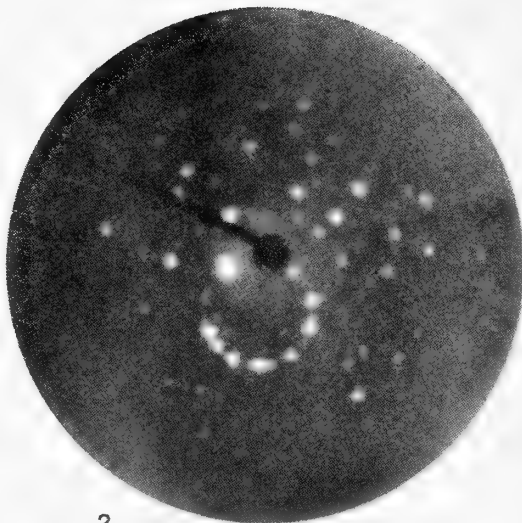
## Förklaring till tavla II.

Stereografisk projektion av *adular*-diagram, uppgjord efter de i tabell 2 angivna, beräknade värdena.

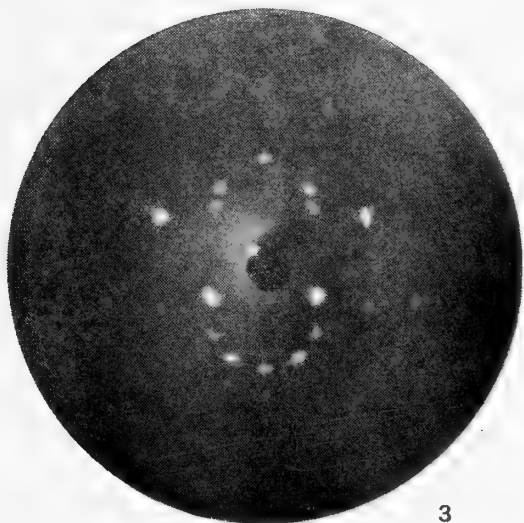
---



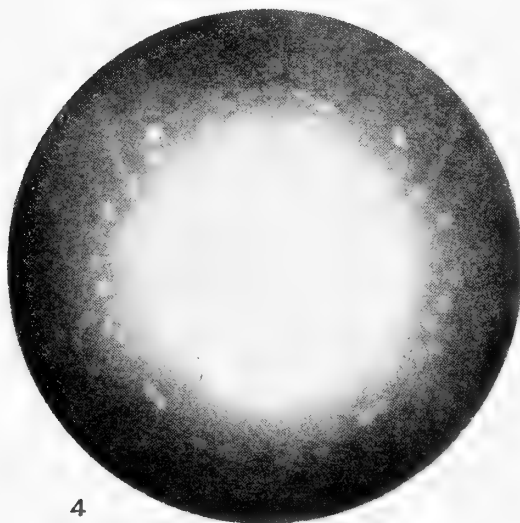
1



2

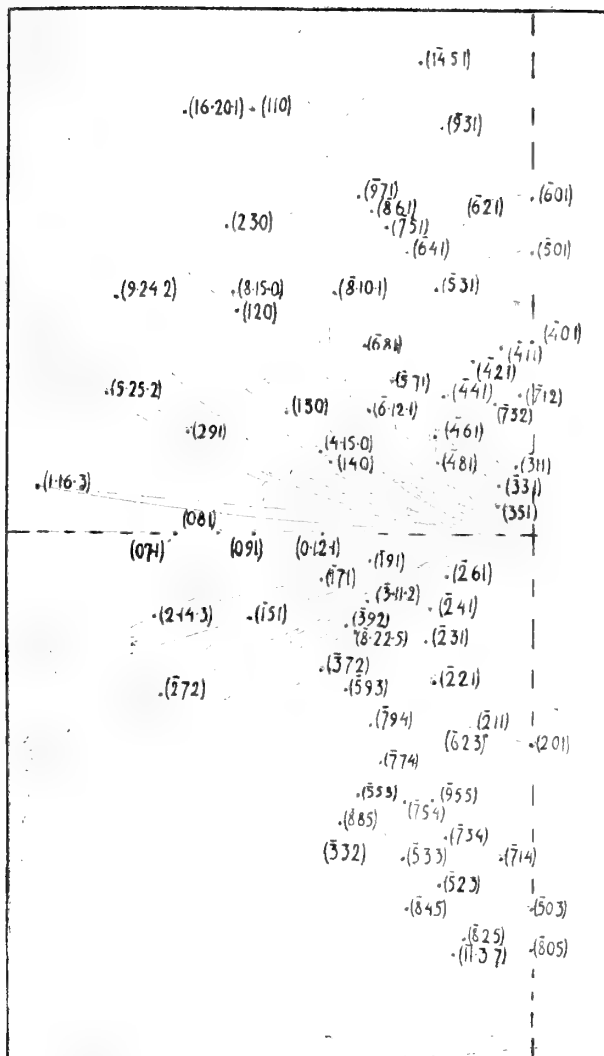


3



4



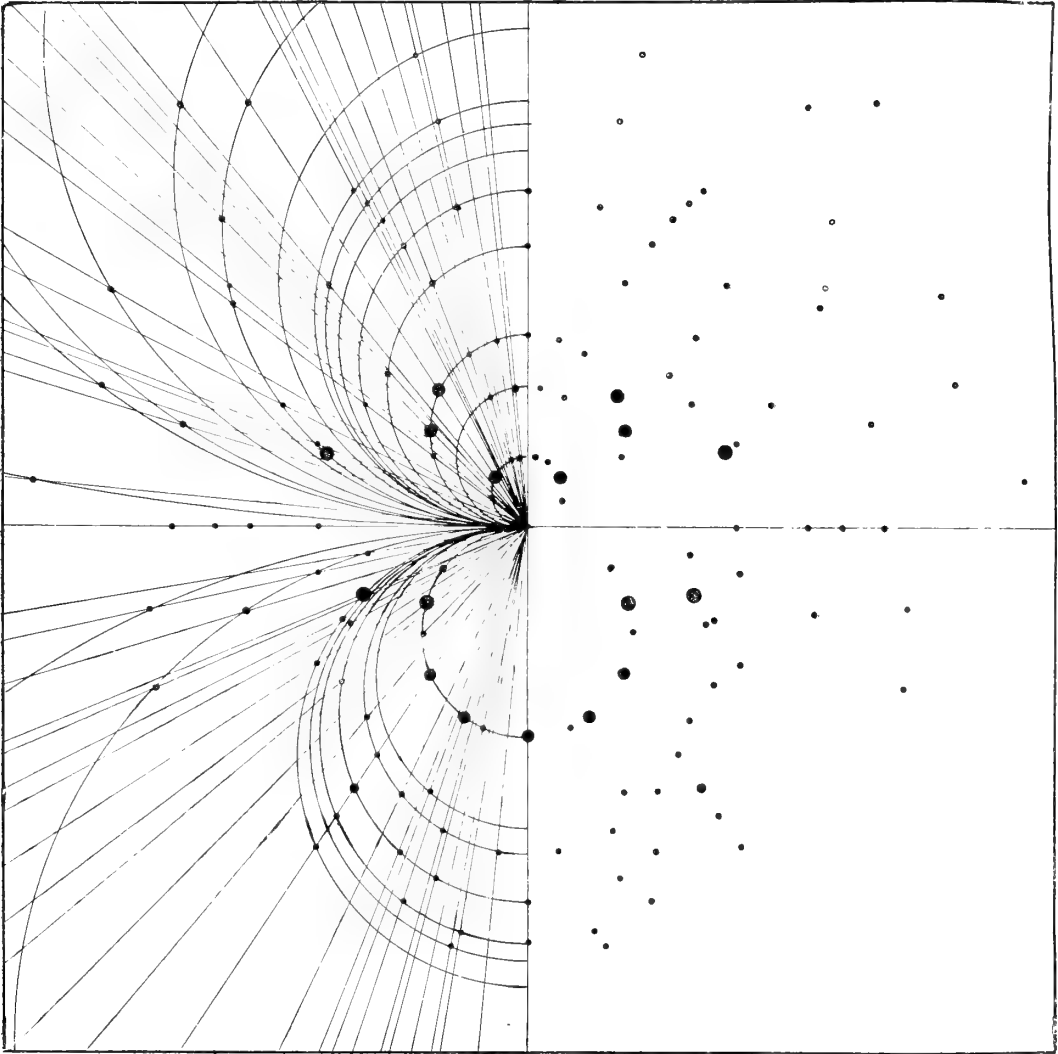






[illegible]

[illegible]





ÜBER DAS VERHÄLTNIS ZWISCHEN VEGETATION  
UND ERDFLIESSEN IN DEN ALPINEN REGIONEN  
DES SCHWEDISCHEN LAPPLAND

VON

JOHN FRÖDIN

---

MIT 4 TAFELN UND 9 TEXTFIGUREN



LUND

C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG

OTTO HARRASSOWITZ

Der K. Physiographischen Gesellschaft vorgelegt am 14. März 1917.

LUND 1918  
HÅKAN OHLSSONS BUCHDRUCKEREI

## Einleitung.

Während in der Birkenregion des schwedischen Gebirges (schwed. = fjäll) die Vegetation nahezu überall eine zusammenhängende Decke über den Boden breitet, trifft dies bei der *regio alpina* nur für die niedrigsten Teile zu, in denen die Assoziationen der alpinen Heide und Wiesen oft vollständig geschlossene Matten bilden. Doch gibt es schon auf diesen Niveaus an vielen Orten zahlreiche Flecke und Streifen von nackter Mineralerde, welche die Pflanzendecke unterbrechen. Bei zunehmender Seehöhe vereinigen sich diese und bilden weitgestreckte kahle Flächen, auf denen die geschlossene Phanerogamenvegetation immer spärlicher wird, bis sie endlich auf einem bestimmten Niveau vollständig aufhört.

Dieser Mangel einer zusammenhängenden Vegetation, der somit die *alpine* Region auszeichnet und geradezu einen ihrer auffallendsten geographischen Charakterzüge bildet, ist natürlich von mehreren zusammenwirkenden Faktoren bedingt. Unter diesen ist zunächst der hemmende Einfluss des strengen *alpinen* Klimas auf den Pflanzenwuchs anzuführen, aber auch ein wichtiger *edaphischer* liegt vor, nämlich das Erdfliessen.

---

Wie schon früher (6, 235—237) hervorgehoben, beruht die weite Verbreitung des Erdfliessens in unserem Hochgebirge auf zwei Umständen; einerseits wird der Boden in der *regio alpina* vom Wasser des schmelzenden Schnees durchtränkt, andererseits hindert die fortwährende »Tjäle« (= der gefrorene Boden) dieses Wasser daran, in tiefere Erdschichten einzudringen. Auf diese Weise wird die unmittelbar über der Tjäle liegende Erdschichte mit Wasser gesättigt, wird plastisch oder sie erhält eine breiige Konsistenz und die über diese Gleitschicht gelagerte aufgetaute Erdmasse gerät in langsames Rutschen. Von Bedeutung ist, dass die aufgetaute Schichte im Verhältnis zu der im besonderen Falle vorhandenen Menge Schmelzwasser nicht allzu mächtig sei, da sonst zufolge des Druckes der über ihr liegenden Erdmasse eine hinreichende Absorption und ein durch diese veranlasstes Gleiten nicht zustandekommen.

Schon früher konnte ich jedoch nachweisen, dass die Oberfläche der Tjäle von den Kanten der Schneeflecke im Verhältnis zur Bodenoberfläche nach aussen sinkt (6, 239—240). Naturgemäss ist diese Senkung der Oberfläche der Tjäle in wärmeren

Gegenden mit schnellerem Auftauen der Tjäle (schwed. »tjällossning») grösser als in kälteren. Da die Dicke der aufgetauten Schichte demnach von der Schneekante nach aussen hin zunimmt, die Menge des Schmelzwassers aber konstant ist oder zufolge der Verdunstung vielleicht ein wenig abnimmt, liegt unterhalb jedes Schneeflecks (schwed. »snöläge» = »Schneelage») eine Linie, an der das Erdfliessen aufhört, da unterhalb derselben die Wasserabsorption im Verhältnisse zur Dicke der Erdmasse zu gering ist. An dieser Linie entsteht also eine Stockung in dem von oben herabgleitenden Erdstrom, und auf diese Weise dürfte ein Teil der Fliesserdeterrassen entstehen, durch die besonders die unteren Teile der Erdfliessenregion gekennzeichnet sind.

Da die Neigung der Tjäle-Oberfläche in warmen Gegenden grösser ist als in kalten, macht sich das Erdfliessen auch bei grösserem Abstand von den Schneeflecken gewöhnlich nur auf höheren Niveaus geltend. — Auch mit Rücksicht auf die beiden Seiten der skandinavischen Gebirgskette lässt sich ein derartiger Unterschied feststellen. Auf der südöstlichen mit ihrem kontinentalen Klima und ihren warmen Sommern sind in der Regel auch die Fliesserdströme auf höheren Niveaus relativ kurz und ausgebreitete Felder, auf denen sich die Erdmasse an allen Stellen gleichzeitig in dem Zustand befindet, dass sie gleiten kann, fehlen vollständig. — Der atlantische Abhang, der ja kältere Sommer und grössere Feuchtigkeit aufweist, zeigt darum ein beträchtlich langsames Auftauen der Tjäle und das Austrocknen des Bodens geht dort auch nicht so schnell vor sich. Der Prozess des Erdfliessens ist darum dort kräftiger ausgebildet und kommt auf grösserem Areal zur Geltung.

So fand ich im Sommer 1915 im obersten (südöstlichen) Teile von Skjomens Sördal (Nordlands Amt) auf dem oberen, schwach geneigten Teile der Talseite ein mehrere *km* langes und mehrere hundert *m* breites Feld, auf dem der Boden überall so dünnbreiartig war, dass man rasch einsank und buchstäblich auf der 3—4 *dm* tiefer gelegenen Tjäle-Oberfläche wanderte. Dieser Platz lag nur etwa 775 *m* ü. M. Übrigens dürfte ein so ausgebreitetes Erdfliessen nicht einmal am atlantischen Abhange der Gebirgskette gewöhnlich sein.

---



## Das Verhältnis der Vegetation zu den Schlammströmen und Fliesserdezungen.

Den Partien eines Schlammstromes, die einer permanenten »Schneelage« am nächsten liegen, fehlt gewöhnlich die zusammenhängende Pflanzendecke, vielleicht weil der Boden nur wenige Wochen und in manchen Sommern möglicherweise überhaupt nicht schneefrei ist, und weil darum das Schmelzwasser zufolge des unbedeutenden Abstandes vom Schneerande eine sehr niedrige Temperatur besitzt. Hierzu kommt, dass die Bewegung des Bodens relativ schnell ist. — Diese oberen (proximalen) Teile des Schlammstromes sind gewöhnlich besonders arm an Unebenheiten, falls sie nicht reich an Steinen sind.

Die unteren (distalen) Teile der Schlammströme hingegen weisen bisweilen eine sehr charakteristische Struktur ihrer Oberfläche auf. Sie besteht aus parallelen Streifen, die am ehesten mit den Querspalten einer Gletscherzunge übereinstimmen. Bei näherer Untersuchung findet man, dass sie von kleinen bogenförmigen, oft nicht mehr als 0,5—1,0 *cm* hohen Wellen oder Runzeln der zusammenhängenden Lebermoosdecke gebildet werden. Diese sind offenbar durch das Gleiten der Erdmasse entstanden, durch das die dünne Pflanzendecke gefaltet wurde, und da die Bewegung des Schlammstromes wie die eines Gletschers in der Mitte schneller ist als an den Rändern, werden die durch das Zusammenschieben entstandenen Runzeln bogenförmig (6, 258, Fig. 65). Diese Art von Fliesserde wird deshalb oft Gletscherfliesserde genannt.

Diese Struktur der Oberfläche scheint auf den vollkommen mit Vegetation bedeckten Boden beschränkt zu sein. Ein Gegenstück hierzu findet man jedoch bisweilen auf nacktem Boden, der an flachen Schieferblöcken reich ist. Diese stehen gewöhnlich aufrecht und sind so orientiert, dass sie ein System von bogenförmigen Querlinien bilden.

An manchen Stellen ist jedoch der Fliesserdeboden viel unebener als in den beschriebenen Fällen. Zumeist ist wohl der Erdstrom, wenigstens in seinen unteren Teilen, in grössere oder kleinere Absätze oder Terrassen geteilt, deren Fläche oft etwas weniger abfällt als die Bodenoberfläche der Umgebung, und unten endigt die Fläche in quer orientierten, nicht immer regelmässigen Terrassenabstürzen. — Die

typischen Terrassen und die zungenförmigen Schlammströme stehen, wie B. HÖGBOM (10, 339) hervorgehoben hat, in engem Zusammenhang.

Die Terrassenbildung beruht, wie gerade erwähnt, darauf, dass das Erdfließen auf ein Hindernis gestossen ist. Dieses kann entweder darin bestehen, dass die aufgetaute Erdmasse in einem gewissen Abstand von der »Schneelage« zu mächtig wurde, als dass sie von der vorhandenen Wassermenge bis zu dem für das Zustandekommen des Gleitens nötigen Grade gesättigt werden könnte. Unter diesen Umständen schiebt sich der von oben kommende Schlammstrom über den stabileren Boden und bildet einen Wulst. — Aber ein herabgleitender Erdstrom kann auch auf ein Hindernis von anderer Art stossen, z. B. einen Blockwall. Dieser bringt die Erdmasse zur Stauung und so entsteht eine Terrasse mit einem von Blöcken bekleideten, oft sehr hohen distalen Absturz des Typus, den der gerade erwähnte Verfasser (10, 340—341) beschreibt. — Schliesslich kann die Vegetation eine bindende Wirkung auf das Erdfließen ausüben. Gewöhnlich sind nämlich die Distalabstürze mit Vegetation bedeckt, wofern sie nicht aus grobem Blockmaterial bestehen. — Von den oft dicht bewachsenen Terrassenabstürzen stechen in der Tat die gewöhnlich ganz nackten Flächen auffallend ab. Deren Mangel an einer zusammenhängenden Pflanzendecke wurde von einigen Forschern auf die Winderosion zurückgeführt. Mit Recht hebt jedoch HÖGBOM (10, 337) hervor, dass diese nicht die eigentliche Ursache sein könne. Man findet nämlich bei näherem Zusehen, dass die ebenen Flächen keine Spur von Einwirkung des Windes, z. B. in Form von Sortierung des Materiales aufweisen. Auch wo der Boden im Spätsommer vollständig austrocknet, haben die Oberflächen der Terrassen das Aussehen eines erstarrten Teiges oder Breies. Auch die Vegetation an den Kanten der Flächen zeigt in der Regel kein Symptom der Einwirkung des Windes. Rhizome und Wurzeln sind vom Winde nicht blossgelegt und man findet nie, dass Sand oder Kies auf der Pflanzendecke abgelagert ist. In seltenen Fällen gibt es allerdings Ausnahmen von dieser Regel.

Der Mangel dieser Flächen an einer zusammenhängenden Pflanzendecke muss vielmehr auf einem anderen Umstand beruhen, nämlich darauf, dass sich die Prozesse, die in der Fliesserde überhaupt vor sich gehen, gerade im Boden der Flächen mit grosser Intensität geltend machen (vgl. 10, 337). Infolgedessen läge die Annahme nahe, dass das Vorkommen einer zusammenhängenden Vegetation auf den Terrassenabstürzen darin begründet ist, dass die erwähnten Prozesse dort nicht auftreten. Aber in Wirklichkeit herrscht wohl eine Wechselwirkung zwischen diesen beiden Umständen. Wie auf so vielen anderen Gebieten ist es auch hier schwer, in jedem besonderen Fall zu entscheiden, was Ursache und was Wirkung ist.

Die Terrassenabstürze sind von sehr verschiedener Höhe. Die niedrigsten trifft man gewöhnlich am weitesten oben an, in der Nähe des permanenten Schneefeldes, von dem der Schlammstrom ausgeht. Aber auch auf den niedrigsten, nur einige cm hohen Terrassenabstürzen findet man Vegetation, wenn diese auch nicht immer zusammenhängend ist. Und da sie an diese gebunden ist und die Abstürze

mehr oder weniger rechtwinklig auf der Neigungsrichtung des Bodens stehen, wird der Schlammstrom auf diese Art von mehr oder weniger zusammenhängenden Vegetationsbändern überquert.

Interessant ist jedoch, dass von derartigen schwach bogenförmigen Vegetationsbändern die Fliesserdeströme dann und wann überquert werden, auch wo sie eine vollständig ebene Oberfläche zeigen. Allerdings findet man mitunter, dass diese Vegetationsstreifen auf jene Partien der Bodenoberfläche beschränkt sind, wo diese von den oben erwähnten bogenförmigen Reihen aufrecht stehender Steine durchsetzt ist. An anderen Stellen hingegen ist es unmöglich, einen Unterschied zwischen dem so kolonisierten und dem völlig nackten Boden zu entdecken. Wahrscheinlich besteht aber doch ein Unterschied, entweder in der Temperatur des Bodens oder im Grade seiner Stabilität und in diesem Falle ist eben dieser Umstand für die Verteilung der Pflanzenstreifen entscheidend.

Schon ein gutes Stück oberhalb der obersten kleinen, nahezu embryonalen Terrassen eines Schlammstromes findet man derartige Pflanzenstreifen. Ein solcher ist dann selten zusammenhängend und besteht gewöhnlich aus Lebermoosen, vor allem aus *Anthelia nivalis* und einigen Exemplaren irgendeiner *Polytrichum*-Art; ausserdem tritt immer eine Anzahl Flechten auf, meist *Solorina crocea*, aber auch einige andere. Eine vereinzelte Phanerogame pflegt auch vorzukommen. — So notierte ich in einem derartigen Vegetationsstreifen an der Nordseite des Låmetjåkko (Nieras) in Lule Lappmark 1200 m ü. M. am 14. 7. 1915 folgende Arten:

<i>Alectoria ochroleuca</i>	<i>Solorina crocea</i>
<i>Anthelia nivalis</i>	<i>Sphærophorus coralloides</i>
<i>Lycopodium Selago</i>	<i>Stereocaulon tomentosum</i>
<i>Salix herbacea</i>	

Ein anderer derartiger Streifen in der Nähe, der ungefähr auf demselben Niveau lag, bestand aus folgenden Arten:

<i>Alectoria divergens</i>	<i>Salix polaris</i>
» <i>ochroleuca</i>	<i>Solorina crocea</i>
<i>Anthelia nivalis</i>	<i>Sphærophorus coralloides</i>
<i>Luzula confusa</i>	<i>Stereocaulon paschale</i>
<i>Polytrichum strictum</i>	

Es ist wohl ausgeschlossen, dass ein Vegetationsband von dieser Beschaffenheit dem Gleiten der ganzen Erdmasse ein wirksames direktes Hindernis bereitet. Indirekt dürfte es jedoch einen gewissen Einfluss ausüben, indem durch die Transpiration der Pflanzen die Verdunstung vom Boden zunimmt, was ja zu dessen Stabilisierung beitragen muss.

Noch aus einem anderen Grunde muss man wohl diese Vegetationsstreifen als den ersten Ursprung der Fliesserdeterrasse betrachten. Zeitweise sickert nämlich das Schmelzwasser über die Oberfläche des Erdstromes hin. Es führt gern kleine

Sandkörner mit sich und, wenn es seinen Weg über den Pflanzenstreifen nimmt setzt es sie dort ab. Hiedurch wächst dessen Höhe allmählich und zufoigedessen wird auch ein wenig Material an seiner Oberfläche abgelagert. So entsteht ein kleiner Absatz. Auf der relativ stabilen Distalseite desselben siedeln sich neue Arten, an darunter mehrere Phanerogamen.

Etwas tiefer auf dem Fliesserdestrom stösst man auf diese ganz ausgebildeten Terrassen. In einer Höhe von 1100 *m* ü. M. auf dem 1 *dm*-hohen Distalabsturz einer Fliesserdeterrasse, die an der Nordseite des Nieras-Gebirges in Lule Lappmark liegt, verzeichnete ich am 31. 7. 1914 folgende Vegetation:

Pflanzendecke geschlossen.

<i>Carex rigida</i> .....	z <sup>1</sup>	<i>Empetrum nigrum</i> .....	v
<i>Salix herbacea</i> .....	z	<i>Pedicularis lapponica</i> .....	v
<i>Luzula confusa</i> .....	s	<i>Sphærophorus coralloides</i> .....	v
<i>Polytrichum juniperinum</i> .....	s		

Auf der oberhalb des Absturzes gelegenen Fläche wuchs nur *Ranunculus glacialis* e.

Eine andere ebenfalls 1 *dm* hohe Terrasse mit einer Fläche von etwa 1 *m* Breite und einem 1,5 *m* langen, lotrechten Distalabsturz zeigte auf diesem eine geschlossene Vegetation von

<i>Cassiope hypnoides</i> .....	z—r	<i>Solorina crocea</i> .....	s
<i>Salix herbacea</i> × <i>polaris</i> .....	s	<i>Cladina uncialis</i> .....	v
<i>Carex rigida</i> .....	v	<i>Cladonia</i> sp. ....	v
<i>Empetrum nigrum</i> .....	v	<i>Stereocaulon tomentosum</i> .....	v
<i>Polytrichum juniperinum</i> .....	z		

Auf der oberhalb desselben gelegenen Fläche wuchsen:

<i>Anthelia nivalis</i> .....	fleckenweise	z	<i>Cassiope hypnoides</i> .....	v
<i>Solorina crocea</i> .....	s		<i>Luzula confusa</i> ..	v
<i>Cardamine bellidifolia</i> .....	v		<i>Ranunculus glacialis</i> .....	v

Wenn die Vegetation an den Abstürzen der Terrassen die Entwicklung erreicht, die in den beiden erwähnten Fällen zur Darstellung kam, dürfte sie hinreichend kräftig und fest zusammenhängend sein, um dem Erdfliessen gegenüber geradezu stauend zu wirken (siehe 10, 337). Dies trifft besonders dann zu, wenn die aufgetaute Bodenschichte noch verhältnismässig geringe Dicke besitzt, so dass die Phanerogamen mit den unteren Teilen ihrer Wurzeln noch in der Tjäle festgefroren sind und die grösseren Arten zufoige dieser Verankerung dem Drucke der Fliess-erde Widerstand leisten können. Beispiele ähnlicher Phänomene hat u. a. SWENANDER auf Beeren Eiland (1, 97) beobachtet.

<sup>1</sup> Die Frequenzgrade sind: v(ereinzelt), schwed. *enstaka*; s(pärlich), schwed. *tunnsådd*; z(erstreut), schwed. *strödd*; r(eichlich), schwed. *riklig*; d(eckend), schwed. *ymnig*.

Schon auf diesem Entwicklungsstadium findet man jedoch, dass sich die Vegetation auch auf den Terrassenflächen auszubreiten beginnt, und es ist auffallend, dass dort als erste Vegetation gewöhnlich die *Anthelia-nivalis*-Assoziation auftritt. Erst auf tieferen Niveaus nehmen Kräuter und Sträucher die Stelle dieser ein. — Dieser Umstand, dass nämlich die Vegetation auf den Flächen denselben Entwicklungsverlauf zeigt wie auf den Distalabstürzen, obgleich sie auf diesen erst in tieferen Niveaus, d. h. in grösserem Abstand von den »Schneelagen«, auftritt, beweist die Richtigkeit des oben (S. 6) entwickelten Satzes, dass das Fehlen der Vegetation auf den Flächen nicht von der Winderosion abhängt. Denn, wäre dies der Fall, so müsste die zuerst auftretende Vegetation aus Arten bestehen, die dem erwähnten Agens gegenüber besonders widerstandskräftig sind, z. B. aus *Diapensia-lapponica*- oder *Empetrum-nigrum*-Assoziationen. Da sie aber statt dessen aus »Schneelage«-Assoziationen besteht, so beweist dies, dass die Vegetationslosigkeit der Flächen gewöhnlich auf einer allzu starken Einwirkung der Prozesse beruht, deren Intensität mit der Nähe des Schnees zusammenhängt.

Wenn aber auch die Flächen mit einer geschlossenen Pflanzendecke überbreitet sind, so braucht dies doch nicht zu bedeuten, dass der Fliessprozess ganz eingestellt ist, obwohl es naturgemäss mit einem Abnehmen desselben zusammenhängt. Nicht einmal wenn die Fläche vollständig mit Gesträuch- und Gebüschvegetation bekleidet ist, braucht er vollständig aufgehört zu haben. Nur die Verhältnisse auf dem Distalabsturz geben uns vollständigen Aufschluss darüber, wie es hiemit steht. Er kann nämlich über die unter ihm liegende Bodenoberfläche wulstartig vortreten und die auf dieser befindliche Vegetation kann sich unter der Terrasse in Form einer Torfschicht fortsetzen. Oft findet man noch lebende Pflanzen, die unter dem Terrassenabsturz halb begraben sind (vgl. 18, 52). In Fällen dieser Art kann es ja nicht zweifelhaft sein, dass das Erdfließen weiter dauert, auch wenn die Fläche von Pflanzen bedeckt ist.

Andererseits gibt es Distalabstürze, die vollständig lotrecht sind. Eine Vorwölbung der Terrassenfront über die unterhalb ihr gelegene Bodenoberfläche und deren Vegetation bemerkt man in der Regel nicht. Wenn sich die Vegetation unter der Terrassenfläche in einer Torfschicht fortsetzt, so hat diese zumeist unbedeutende Ausdehnung. Die Vegetation des Terrassenabsturzes fungiert im Verhältnis zur Fliesserde der Fläche offenbar als Damm. In demselben Masse als sich deren Oberfläche durch die Zufuhr neuen Materiales von oben her hebt, nimmt auch die Vegetation an Höhe zu, so dass ein Gleichgewichtszustand zwischen Erdfließen einerseits und Zunehmen der Vegetationsdecke andererseits vorliegt. Dieser muss jedoch als labil betrachtet werden, da erhöhte Intensität des Erdfließens, z. B. zufolge einer Veränderung der klimatischen Verhältnisse, eine Verschiebung der Schlamm-masse über den vegetationsbedeckten Distalabsturz hinaus hervorruft. — Andererseits kann die Vegetation dadurch, dass kräftigere Arten einwandern und den Boden binden, über das Erdfließen die Oberhand gewinnen.

Eine Fliesserdeterrasse, die man zu dem gerade beschriebenen Typus rechnen muss, wenn sie auch in ihrer Beschaffenheit einigermaßen von ihm abweicht, beobachtete ich am 15. Juli 1914 auf dem früher erwähnten Gebirgsmassiv des Nieras in einer Seehöhe von 1050 *m*. Ihre Fläche hatte eine ungewöhnliche Breite von mehreren *m* und bestand fast ausschliesslich aus *dm*-grossen Steinen. Der Distalabsturz war 2 *dm* hoch, vollständig lotrecht und mit einer dichten festen Vegetation von folgender Zusammensetzung überkleidet (siehe Tafel I):

<i>Aira alpina</i> .....	z	<i>Cladina alpestris</i> .....	s
<i>Salix herbacea</i> .....	r	» <i>uncialis</i> .....	v
<i>Carex rigida</i> .....	s	<i>Cladonia</i> sp. ....	s
<i>Cassiope hypnoides</i> .....	s	<i>Peltigera malacea</i> .....	v
<i>Poa alpina</i> .....	s	<i>Sphaerophorus coralloides</i> .....	v
<i>Luzula confusa</i> .....	v	<i>Polytrichum juniperinum</i> .....	z
		Übrige Laubmoose .....	s

Unterhalb des Distalabsturzes lag eine, ein wenig von Steinen durchsetzte Bodenfläche ohne Unebenheiten, die ein wenig geneigt und mit einer nicht ganz geschlossenen Vegetation von folgender Beschaffenheit bedeckt war: .

<i>Salix herbacea</i> .....	z	<i>Cladina uncialis</i> .....	v
<i>Carex rigida</i> .....	v	<i>Stereocaulon tomentosum</i> .....	v
<i>Cassiope hypnoides</i> .....	v	<i>Polytrichum juniperinum</i> .....	s
<i>Cetraria nivalis</i> .....	v		

Die Steinmasse über dem oberen Teile dieses Abhanges hatte sich offenbar im Rutschen befunden. Nach dem Aussehen der Vegetation am Distalabsturz zu urteilen, scheint das Gleiten nun schon ganz aufgehört zu haben.

Schliesslich trifft man noch eine dritte Art von Distalabstürzen an, die nur eine schwache Neigung — von 45° oder einem noch kleineren Winkel — aufweisen. Da setzt sich die Pflanzendecke unterhalb der Terrassenfront nicht in einem Torflager fort. Dagegen besteht oft der untere Teil des Distalabsturzes selbst zu einem ansehnlichen Teile aus Torf, was beweist, dass er durch längere Zeit stabil gewesen ist. Auch aus der Zusammensetzung der Vegetation selbst gewinnt man den Eindruck, dass sie über das Fliessen den Sieg davongetragen hat. Eine solche Pflanzendecke auf einem Distalabsturz von 45° Neigungswinkel hatte folgende Zusammensetzung:

<i>Carex rigida</i> .....	z—r	<i>Polytrichum juniperinum</i> .....	s—z
<i>Pedicularis lapponica</i> .....	z—r	<i>Cetraria cucullata</i> .....	v
<i>Salix herbacea</i> .....	z—r	<i>Cladina silvatica</i> .....	v
<i>Vaccinium vitis idaea</i> .....	s	<i>Nephroma laevigatum</i> .....	v
<i>Festuca ovina</i> .....	v	<i>Stereocaulon paschale</i> .....	v
<i>Polygonum viviparum</i> .....	v		

Es stellte sich heraus, dass der Boden im unteren Teil des Distalabsturzes aus einem etwa 6 cm dicken Torflager bestand, was beweist, dass das Gleiten schon lange aufgehört hatte. Der oben liegenden Fläche fehlte jedoch eine geschlossene Pflanzendecke. Dort wuchsen nur

<i>Anthelia nivalis</i> .....	fleckenweise d	<i>Juncus biglumis</i> .....	v
<i>Salix herbacea</i> .....	z	<i>Ranunculus glacialis</i> .....	v
<i>Luzula confusa</i> .....	v		



J. Frödin foto Aug. 1915.

Fig. 1. Sackterrassen auf dem Nuolja. Der Distalabsturz ungefähr 1—1,5 m. hoch.

Solche Fälle, in denen man mit Sicherheit nachweisen kann, dass das Erdfließen tatsächlich aufgehört hat, so dass man die Fliesserde als fossil bezeichnen könnte, sind jedoch gewiss sehr selten.

Auf den tiefern Niveaus der *regio alpina* gleich oberhalb der Waldgrenze sind die Fliesserdeterrassen schöner ausgebildet als weiter oben. Die Distalabstürze erreichen da oft eine Höhe von Metern. Sowohl diese als auch die Flächen sind häufig von einer kräftig entwickelten Wiesen- oder Weidengebüschvegetation bedeckt.

B. HÖGBOM meint, diese grössere Höhe der Terrassen auf niedrigeren Niveaus beruhe darauf, dass die Dicke der aufgetauten Bodenschicht dort grösser sei. In

gewisser Hinsicht ist diese Erklärung wohl plausibel. Doch fand ich an mehreren Stellen auch in grosser Seehöhe (etwa 1100 *m*) sogar bei relativ grosser Boden-  
neigung unzweifelhafte, bis zu einer Tiefe von mehr als 1,5 *m* aufgetaute Fliess-  
erde, ohne dass die Terrassenabstürze höher als 0,8 *dm* waren.

Mindestens ebenso grosse Bedeutung in dieser Frage muss man wohl der auf  
tieferen Niveaus immer kräftiger auftretenden Vegetation zuschreiben, die da den  
Boden oft mit einer festen Pflanzendecke bekleidet. Diese setzt dem Gleiten des  
Bodens oft sehr wirksamen Widerstand entgegen (vgl. auch HÖGBOM 10, 338—341),



*J. Frödin foto Aug. 1915.*

Fig. 2. Der obere Teil der Bahn einer Erdlawine auf dem Nuolja.

und ihre Bedeutung hiefür erhellt gerade daraus, dass gewöhnlich die grössten  
Terrassen auch die kräftigste Vegetation tragen. Die Pflanzendecke wirkt also auf  
das Fliessen stauend ein. Oft bildet die zusammenhängende, über Fläche und Distal-  
abstürze gebreitete Pflanzendecke sackartige Zungen (siehe Fig. 1), die sich in der Nei-  
gungsrichtung des Bodens zwar langsam vorschieben dürften, auf denen die Vegetation  
den Prozess aber wohl beträchtlich aufhält. In diesen dürfte unter der Pflanzendecke  
der Fläche eine Untergleitung von der Art stattfinden, wie sie SAPPER bespricht (17),  
und hiedurch wird der Distalabsturz langsam hinabgedrückt. Da diese Sackterrassen  
beträchtliche Höhe besitzen, wird die Dicke der aufgetauten Masse bedeutend, sobald  
die Fläche der Tjäle der Terrasse zum Niveau der Erdoberfläche unterhalb des Distal-



absturzes gesunken ist. Die vorhandene Wassermenge dürfte darum nur zur Sättigung eines geringen Teiles der Erdmasse auf der Sackterrasse hinreichen und dies kann einer der Gründe dafür sein, dass der Druck auf die Pflanzendecke nicht grösser wird als ihr Widerstand.

Bei besonders schneller Schneeschmelze und gleichzeitigem Eintreten eines starken Niederschlags kommt es jedoch vor, dass sich der grössere Teil der unter der Pflanzendecke befindlichen Erdmasse in einen Lehmbrei verwandelt, der jene durch seinen Druck durchbrechen kann. Ist der Abhang genügend steil, so stürzt



*J. Frödin foto Juli 1915.*

Fig. 3. Wiesenvegetation, die geborsten ist und sich in bogenförmigen Rasenhügeln verteilt hat, welche auf dem unter ihnen liegenden Gährlehm gleiten. Nuolja.

dann die frei gewordene Masse auf die unter ihr liegende Pflanzendecke und zerreisst sie. Dadurch gerät dort die durchnässte Erdmasse in Bewegung und so entsteht eine wirkliche Erdrutschung. Spuren einer solchen traf ich im Sommer 1915 auf dem Nordostabhange des Nuolja bei Torne Träsk (siehe Fig. 2). Sie war offenbar zufolge des warmen feuchten Wetters entstanden, das in jenem Jahre anfangs Juli herrschte. Die Pflanzendecke war da etwa 100 m oberhalb der Birkenwaldgrenze geborsten und eine Rutschung von Torf und Erde war bis zum Birkenwald gelangt und hatte eine ungefähr 1 m tiefe und einige zehn m breite Furche hinterlassen. Der untere Teil ihrer Bahn war durch abgelagerte Torf- und Erdmassen bezeichnet, die weit unten im Birkenwald aufgehäuft lagen.

Ist der Neigungswinkel des Bodens geringer, so äussert sich ein vormaliges Bersten der Pflanzendecke oft in anderer Weise. So fand ich in etwas grösserer Höhe auf dem gerade erwähnten Hochgebirge eine Wiesenvegetation, deren Pflanzendecke durch allzu starkes Untergleiten zerrissen war. Der Pflanzentorf hatte sich in halbmondförmige Rasenhügel (schwed. »tuvor») geschieden, die alle ihre Spitzen und Konkavseiten in der Neigungsrichtung des Bodens nach abwärts wandten. Sie waren von einander durch Partien von Gärlehm (schwed. »jäslera») getrennt, auf dem sie sich offenbar in Gleitung befanden (siehe Fig. 3). Weiter unten, wo die Neigung etwas geringer war, hing die Pflanzendecke wieder zusammen, aber bestand, wie sich herausstellte, tatsächlich aus solchen halbmondförmigen Rasenhügeln die sich dort angesammelt hatten und dann mit einander zusammengewachsen waren. — Eine ähnliche Bildung, auch mit den Spitzen aller bogenförmigen Rasenhügel nach abwärts gerichtet, fand ich drei Wochen später auf dem Südabhange des Berges Selka, einige zehn *km* westlich vom Kebnekaise-Gebiet. — Eine derartige Erscheinung in Spitzbergen hat auch HOLMSEN beschrieben (8, 8).

## Das Verhältnis der Vegetation zu den verschiedenen Arten des Strukturbodens.

### Die Steinnetze und ihre Vegetation.

In der vorhergehenden Darstellung habe ich die Fliesserdeströme und den Terrassenfliessboden sowie das Verhältnis der Vegetation zu diesen Fliesserdetypen behandelt. Es kommen aber auch andere Facies der Fliesserde in der alpinen Region vor; diese könnte man in Übereinstimmung mit HÖGBOMS Vorschlag unter der Bezeichnung Strukturboden zusammenfassen (10, 308). Hierher gehören die sogenannten Steinnetze, in denen die aus Blöcken zusammengesetzten Maschen runde Partien relativ steinfreier Erde umschliessen. (Siehe Tafel II). Als extreme Formen dieses Typus muss man einerseits die vereinzelt Steinringe auffassen, die man hin und wieder auf steinarmem Boden antrifft, anderseits die isolierten Erdinseln (Schuttinseln), die auf Blockboden auftreten.

Zur Erklärung dieser Erscheinungen ist bekanntlich eine grosse Anzahl von Theorien aufgestellt worden. Zu den plausibleren gehören die von HÖGBOM (9, 53), MEINARDUS (12) und HAMBERG (7). Der zuerst genannte Forscher bringt vorschlagsweise die Theorie vor, dass Partien feiner Erde, die Steine enthalten, kapillar mit Wasser gesättigt werden; beim Gefrieren verschieben sich diese zentrifugal nach den Rändern der Erdpartie. Wenn diese wieder auftaut und infolgedessen eine Volumverminderung erfährt, werden die feinen Partikeln durch die Adhäsion gegen das Zentrum gezogen, während die gröberen an der Peripherie verbleiben. Diese Theorie wurde mit einiger Modifikation von MEINARDUS aufgenommen. HAMBERG dagegen hält HÖGBOMS Erklärung nicht für ausreichend. Er meint, dass Schutt-

inseln in einer zusammenhängenden Blockdecke gebildet werden können, die durch eine unter ihr liegende feinkörnige Schlammmasse an gewissen Punkten nahezu durchbrochen wird. Da der Frost von der Oberfläche her in den Boden eindringt, gefrieren diese aufragenden Partien der Schlammmasse zuerst. Wenn sie mit Wasser gesättigt sind, erweitert sich ihre oberste Schichte beim Gefrieren und wölbt sich zufolge des Raummangels gegen die Seiten zu auf. Auf diese Weise durchdringen sie allmählich das Blocklager (7, 603). — Nach der Ansicht des genannten Gelehrten können ferner die Steine, die in einer Schlammmasse eingelagert sind, auf die Weise gegen deren Oberfläche oder gegen Spalten in ihr wandern, dass sich beim Gefrieren die ganze Masse zufolge ihrer Ausdehnung in der angegebenen Richtung verschiebt; beim Auftauen taut zuerst die um die oberen Teile der Steine gelagerte Schicht auf, während ihre unteren Partien festgefroren in der Tjäle bleiben. Darum behalten die Steine ihre ursprüngliche Lage bei, während sich die aufgetaute Masse rings um ihre oberen Partien durch Kontraktion im Verhältnisse zu ihnen ein wenig senkt (7, 604—613). — Beide Theorien müssen aber wohl voraussetzen, dass die Erdmasse von Wasser durchtränkt ist, wenn sie gefriert. Zu der Jahreszeit aber, in welcher die Regelation unstreitig stattfindet, dürfte der Wassergehalt des Bodens in den oberen Schichten an vielen Stellen recht unbedeutend sein (6, 237—238). Dagegen kann man wohl nicht mit Bestimmtheit sagen, ob die Regelation bei der Schneeschmelze während des ersten Teiles der warmen Jahreszeit in dem Umfange auftritt, der zur Veranlassung der erwähnten Erscheinungen nach den zitierten Theorien erforderlich wäre.

Natürlich übt jedoch die Sortierung des Materiales in dem erwähnten Bodentypus auf die Verteilung seiner Vegetation einen bedeutenden Einfluss aus. An den Stellen derselben, wo diese vollkommen durchgeführt ist, wo also auf den Blockringen lose Erde vollständig fehlt, gibt es, wie zu erwarten ist, keinen Pflanzenwuchs. Nur wo lose Erde unter die Steine gemischt ist, z. B. weil der Blockgehalt des Bodens relativ gering ist, fand ich auf den Steinringen selbst Phanerogamen. Dies meint vermutlich auch HÖGBOM (10, 312, 362). — Kommt Vegetation auf diesem Bodentypus vor, so findet sie sich gewöhnlich auf den Schuttinseln innerhalb der Steingürtel. Dieselbe Beobachtung wurde vorher auf Spitzbergen durch H. RESVOLL-HOLMSEN (16, 296) gemacht, welche die Erscheinung mit einem von Steinkanten umgebenen Blumenbeet vergleicht.

Die Vegetation auf den Schuttinseln gleicht hinsichtlich der auftretenden Arten in hohem Grade der oben erwähnten auf den höheren Niveaus der Schlammströme. Aber die Frequenz wechselt auch innerhalb desselben Steinnetzes von der einen Schuttinseln zu dem anderen sehr. Tatsächlich findet man Übergangsformen von vollständig nackten bis zu solchen, die von einer der gewöhnlichen »Schneelage«-Assoziationen ganz bedeckt sind.

So verzeichnete ich am 15. 7. 1914 folgende Arten, die über eine sonst nackte Schuttinsel auf dem östlichen, etwa 1100 *m* hohen Plateau des Niveras spärlich ausgestreut waren (siehe Tafel II):

<i>Anthelia nivalis</i> .....	fleckenweise r	<i>Ranunculus glacialis</i> .....	v
<i>Stereocaulon tomentosum</i> .....	s	<i>Salix polaris</i> .....	v
<i>Cetraria islandica</i> .....	v	<i>Solorina crocea</i> .....	v
<i>Luzula confusa</i> .....	v		

Wo die Schuttinseln von geschlossener Vegetation bedeckt sind, bestehen sie oft aus der von FRIES (4, 120) beschriebenen *Anthelia-nivalis*-Assoziation. Meist sind jedoch einige der erwähnten Phanerogamen in die Moosmatte eingestreut. — Gewöhnlich findet man aber, dass die geschlossene Vegetation nur bestimmte Partien der Schuttinseln bedeckt, und oft hat man den Eindruck, dass die Vegetationsflecke auf deren Oberfläche ganz willkürlich angebracht sind. Zumeist jedoch ist das Zentrum nackt, und in der Regel ist die Vegetation auf die mehr peripherischen Teile beschränkt. Mitunter findet man sogar, dass sie zwischen dem Steinkranz und der Mitte einen wirklichen Ring bildet. Ein solcher Pflanzeuring hatte in der Nähe des erwähnten Lokals folgende Zusammensetzung:

Lebermoose .....	d	<i>Cladina silvatica</i> .....	v
<i>Solorina crocea</i> .....	z	<i>Cladonia</i> sp. ....	v
<i>Luzula arcuata</i> .....	s	<i>Polytrichum alpinum</i> .....	v
<i>Cardamine bellidifolia</i> .....	v	<i>Ranunculus glacialis</i> .....	v
<i>Stereocaulon tomentosum</i> .....	s	» <i>nivalis</i> .....	v
<i>Cetraria islandica</i> .....	v		

Nicht allzu selten kann man sogar zwei konzentrische Vegetationsringe um ein vollständig nacktes Zentrum antreffen. Auf dem östlichen Plateau des Nieras in einer Seehöhe von 1100 m bestand der innere Vegetationsring an einer Stelle aus folgenden Arten:

Lebermoose .....	d	<i>Salix herbacea</i> .....	v
<i>Stereocaulon paschale</i> .....	s	<i>Solorina crocea</i> .....	v
<i>Carex rigida</i> .....	v		

Zwischen diesem Ring und dem Steingürtel befand sich ein zweiter Ring von geschlossener Vegetation, bestehend aus:

<i>Cassiope hypnoides</i> .....	z—r	<i>Stereocaulon tomentosum</i> .....	z
<i>Salix herbacea</i> .....	z	<i>Cetraria islandica</i> .....	v
<i>Polytrichum strictum</i> .....	z	<i>Solorina crocea</i> .....	v

Auffallend ist, dass diese zwei Vegetationstypen mit jenen identisch sind, die man auf den Distalabstürzen des Terrassenfliessbodens antrifft. Die erste, welche diese bedeckt, besteht eben aus Lebermoos-Assoziationen. Auf einem späteren Entwicklungsstadium, wenn der Boden mehr stabil geworden ist, wandern diese auf die Flächen hinaus, während ihre Stelle auf den Terrassenabstürzen unter anderem eine *Cassiope-hypnoides*-Vegetation einnimmt (siehe oben S. 8). Die konzentrische Anordnung dieser Vegetationen um eine nackte Mittelpartie auf den Schuttinseln deutet

darauf hin, dass sich in diesen wie im Terrassenfließboden dieselben die Vegetation hemmenden Einflüsse geltend machen, und dass diese mit einer vom Zentrum gegen die Peripherie hin abnehmenden Intensität wirken.

Welcher Art sind aber diese Einflüsse? Wegen der Übereinstimmung der Steingürtel und der innerhalb derselben befindlichen Vegetationsringe liegt ja die Annahme nahe, dass beide Erscheinungen von demselben Umstand bedingt sind, und dass der Mangel an Vegetation im Zentrum darauf beruht, dass die Prozesse, welche zur Differenzierung des Materiales führen, dort mit der stärksten Intensität wirken. Ist dies richtig, was man jedoch nicht sicher wissen kann, so dürfte aber HAMBERGS Theorie nicht ausreichen. Denn weder die durch das Gefrieren hervorgerufene Aufwölbung der von Wasser durchtränkten Lehmmasse noch die stärkere Erwärmung und Abkühlung, die sich zufolge der Nähe des Steingürtels oder der Spalten an den Rändern der Polygone geltend macht, dürften wohl — im Gegensatze zu MEINARDUS' Annahme (12, 33) — genügen, um die erwähnte eigentümliche Verteilung der Vegetation zu erklären. Die konzentrischen Vegetationsringe trifft man nämlich mitunter in allzu grosser Entfernung von den Rändern und allzu nahe dem Zentrum an, als dass diese Umstände den Ausschlag geben könnten.

### Vegetationsnetze.

Eine ringförmige Verteilung der Vegetation, gleich der oben besprochenen, die in typischen Fällen die Steinnetze charakterisiert, tritt aber auch an Stellen auf, wo Steinringe ganz fehlen oder der Blockgehalt des Bodens überhaupt unbedeutend ist. Auf dem Karanestjäkko, dem südlichsten Teil des Nieras, fand ich eine vollständig wagrechte etwa  $0,2 \text{ km}^2$  grosse Fläche mit einer Vegetation bedeckt, die hauptsächlich folgende Zusammensetzung hatte:

<i>Betula nana</i> .....	z	<i>Polygonum viviparum</i> .....	s
<i>Carex rigida</i> .....	z	<i>Salix polaris</i> .....	s
<i>Pedicularis lapponica</i> .....	z	<i>Vaccinium uliginosum</i> ....	s
<i>Festuca ovina</i> .....	s—z	Laubmoose .....	r
<i>Salix herbacea</i> .....	s—z	Flechten .....	z
<i>Pedicularis hirsuta</i> .....	z		

Aber auf einer Partie dieses Feldes zeigte die Pflanzendecke vereinzelte nackte runde Flecke von etwa 3 m Durchmesser (siehe Tafel III). An manchen Stellen waren die kahlen Flecke dichter, so dass die sie trennenden Vegetationsbänder nicht breiter als der Durchmesser der Flecke waren. Wieder an anderen Stellen lagen sie so dicht neben einander, dass die sie trennenden Vegetationsbänder nur eine Breite von etwa 1 dm hatten. Die Bildung zeigt da eine so offenkundige Übereinstimmung mit den Steinnetzen, deren Blockgürtel hier die Vegetationsgürtel ent-

sprechen, dass man sie wohl in passender Weise als Vegetationsnetz bezeichnen kann. (Vgl. Tafel II u. III.)

Bekanntlich kennt man schon lange eine ähnliche netzförmige Verteilung der Vegetation aus den arktischen und subarktischen Ländern. Die erste klare Beschreibung einer solchen netzförmigen Vegetation dürfte KJELLMAN in der von ihm besprochenen »rutmark« gegeben haben (11, 238—239). Indessen ist die Vegetation dort an ein in horizontalem Alluvialboden auftretendes System von Spalten gebunden, die also die Ursache für die eigentümliche Verteilung der Vegetation bilden. Dieses System hat schon MIDDENDORFF besprochen, der die Spalten als Frostspalten aufgefasst hat (13, 505, 739). Später wurde dasselbe Phänomen durch eine ganze Reihe von Forschern behandelt, z. B. von WULFF (19), HÖGBOM (9, 55—56, 10, 324) und H. RESVOLL-HOLMSEN. Alle weisen darauf hin, dass die Vegetation auf die mehr oder weniger polygonal angeordneten Spalten lokalisiert ist, und die zuletzt Genannte gibt auch die biologische Ursache hiefür an (16, 290, 294—295, s. auch 15, 12). Ich selbst beobachtete einen derartigen Polygonboden auf der Hochebene unterhalb des Svalaliesotjåkko (6, 258—259).

Aber die oben erwähnten Vegetationsnetze auf dem Karanestjåkko hatten einen ganz anderen Charakter. Im Boden gab es keinerlei Spalten oder Rinnen und die Vegetationsgürtel hätten übrigens an solche um so weniger gebunden sein können, als sie an mehreren Stellen geradezu ein grösseres Areal einnahmen als die nackten Flecke. Ferner erhoben sich diese letzteren nicht über die von Vegetation bedeckten Partien, was in wirklichem Polygonboden recht gewöhnlich ist (10, 324; 16, Tafel XVIII), sondern die ganze Bodenfläche bildete eine einzige ebene Fläche. Hieraus geht auch hervor, dass die nackten Flecke ihre Pflanzendecke nicht durch Winderosion verloren haben. Auch die Zusammensetzung der Pflanzendecke der Vegetationsgürtel spricht dafür, dass dies nicht der Fall ist. Zwei verschiedene Vegetationsringe, die hier mit (1) und (2) bezeichnet werden, wiesen eine Zusammensetzung aus folgenden Arten auf (siehe Tafel III):

	1	2		1	2
<i>Betula nana</i> .....	z	—	<i>Saussurea alpina</i> steril .....	—	v
<i>Carex rigida</i> .....	z	z	<i>Polytrichum juniperinum</i> .....	—	s
<i>Cassiope hypnoides</i> .....	—	v	Andere Laubmoose .....	d	d
<i>Empetrum nigrum</i> .....	—	s	Lebermoose .....	—	d
<i>Festuca ovina</i> .....	s	s	<i>Cetraria cucullata</i> .....	—	v
<i>Luzula confusa</i> .....	—	v	<i>Cladina rangiferina</i> .....	v	v
» <i>Wahlenbergii</i> .....	v	—	<i>Cladonia</i> sp. ....	v	—
<i>Pedicularis hirsuta</i> .....	s	—	<i>Solorina crocea</i> .....	—	v
» <i>lapponica</i> .....	z	—	<i>Sphaerophorus coralloides</i> .....	v	z
<i>Polygonum viviparum</i> .....	s	—	<i>Stereocaulon paschale</i> .....	v	v
<i>Salix herbacea</i> .....	—	z-r	<i>Thamnolia vermicularis</i> .....	v	v
» <i>polaris</i> .....	s	—			

Auf einigen der nackten Flecke war die Vegetation erst kürzlich eingewandert. Sie zeigte in ein paar Fällen folgende Zusammensetzung:

	1	2		1	2
<i>Carex rigida</i> .....	s	s	<i>Salix herbacea</i> .....	z	s
<i>Diapensia lapponica</i> .....	v	—	» <i>polaris</i> .....	v	—
<i>Juncus biglumis</i> .....	—	v	Lebermoose (fleckweise) .....	r	d
<i>Luzula confusa</i> .....	v	v	<i>Polytrichum strictum</i> .....	s	—
<i>Polygonum viviparum</i> .....	v	v	<i>Cetraria islandica</i> .....	—	v
<i>Sedum Rhodiola</i> .....	v	v			

Diese eingewanderte Vegetation bildete nur stellenweise eine zusammenhängende Decke und ihr kolonieartiger Charakter war sehr deutlich.

Der Charakter der zusammenhängenden Vegetation an den Rändern der nackten Flecke zeigt aber, dass sie nicht auf besonders windexponiertem oder besonders trockenem Boden wächst. Dagegen deutet alles darauf hin, dass das Auftreten dieser auf denselben Umständen beruht wie der Mangel an Vegetation inmitten der Steinnetzmaschen. Wenn die auf Seite 17 gegebene Darstellung richtig ist, würden also sowohl die Vegetations- als auch die Steinnetze durch denselben Prozess hervorgerufen werden.

Die äussere Gleichheit, die zwischen diesen beiden Bildungsarten auf horizontalem Boden vorliegt, tritt auch auf geneigtem Terrain hervor. Verschiedene Forscher haben darauf hingewiesen (9, 54; 16, 296), dass die Steinringe auf solchem Boden durch die Bewegung der Erdmasse in der Neigungsrichtung des Bodens ausgezogen werden, und eine ähnliche Modifikation zeigen die Spaltensysteme, welche die Unterlage des Polygonbodens bilden (9, 54). Denselben Einfluss auf die Vegetationsnetze konnte ich feststellen. Die Länge der blossen Stellen wird im Verhältnis zur Breite umso grösser, je stärker der Boden geneigt ist, und ihre Längenausdehnung liegt immer in der Neigungsrichtung. Auf Boden mit grossem Neigungswinkel können sie sogar in lange flussähnliche Gebilde übergehen, wie ich sie im August 1914 auf dem nördlichen Teile des Karanestjåkko angetroffen habe (siehe Fig. 4). Die stromartigen Bänder von nackter Erde strichen stets in der Neigungsrichtung des Bodens. Ihre Fläche lag in der Regel auf demselben Niveau wie die sie umgebende Pflanzendecke, nur ein einziges Mal ein wenig höher. Diese bestand in dem auf Fig. 4 wiedergegebenen Falle aus folgenden Arten:

#### Tiefste Feldschicht

<i>Carex rigida</i> .....	s	<i>Festuca ovina</i> f. <i>vivipara</i> .....	v
<i>Pedicularis hirsuta</i> .....	s	<i>Hieracium</i> sp. ....	v
<i>Betula nana</i> .....	v	<i>Luzula sudetica</i> .....	v

## Bodenschicht

<i>Salix herbacea</i>	}	..... z—r	Moose .....	d
» <i>polaris</i>			<i>Sphaerophorus coralloides</i> ...	r
» <i>herbacea</i> × <i>polaris</i>			<i>Peltigera malacea</i> .....	s
<i>Pedicularis hirsuta</i> (steril) .....		s	<i>Cetraria cucullata</i> .....	v
<i>Luzula arcuata</i> (steril) .....		v	<i>Nephroma arcticum</i> .....	v
<i>Saussurea alpina</i> (steril) .....		v	<i>Stereocaulon paschale</i> .....	v



J. Frödin foto Juli 1914.

Fig. 4. Stromartige kahle Flecke auf dem Karanestjåkko, Nieras, 1000 m ü. M.

Nichts deutet darauf hin, dass diese Flecke durch Wind- oder Wassererosion entblösst wurden — von einem solchen Vorgange bemerkte man auch nicht die geringste Spur. Sie waren vielmehr offenbar von derselben Art wie die Vegetationsnetze.

Übrigens gibt es auch sonst Übereinstimmungen zwischen diesen und den Steinnetzen. Wo der Steingehalt des Bodens nicht hinlänglich gross oder der Sortierungsprozess nicht weit genug vorgeschritten ist, äussert sich der Beginn des Entstehens von Steinnetzen in einzelnen isolierten Steinringen oder Steinkränzen (vgl. 10, 319). In gleicher Weise findet man an Stellen, wo sich Pflanzenwuchs noch kaum eingestellt hat, einzelne Bogen und mehr oder minder geschlossene Ringe von Vegetation. So traf ich in der Talsohle am obersten Laufe des Pardnejokks auf dem

Nieras vollständig horizontale, nackte Felder aus steinfreiem, feinem Material, das sich offenbar aus dem Schmelzwasser abgelagert hatte, welches von den nahe gelegenen Schnee- und Gletscherfeldern kommt und das Tal zeitweise überrieselt. Hie und da gab es aber vereinzelte bogenförmige Streifen von geschlossener Vegetation und einige von diesen bildeten vollkommen geschlossene Ringe um ein nacktes Zentrum. Bezeichnend ist, dass die Vegetation in diesen Ringen von ganz dergleichen Beschaffenheit war wie in den Pflanzenstreifen, die an den oberen Teilen der Schlammströme den ersten Anfang von deren Terrassenbildung mar-



kieren. Es ist darum wahrscheinlich, dass die Verteilung der Vegetation auf den Schlammströmen, in den Vegetationsnetzen und in den Steinnetzen in letzter Linie von demselben Faktor oder, was man eher annehmen muss, von demselben Komplex von Faktoren bedingt ist.

Zwischen den oben erwähnten embryonalen und den geschlossenen isolierten Vegetationsringen einerseits, den vollständig ausgebildeten Vegetationsnetzen anderseits gibt es ebenso wie zwischen den obersten spärlichen Pflanzenstreifen auf den Schlammströmen und der geschlossenen Pflanzendecke auf den unteren Terrassenflächen alle Arten von Übergängen, sowohl im Hinblick auf die Form der Vegetationsdecke als auch im Hinblick auf ihre Zusammensetzung.

### Lehmhügel und Lehmbeulen.

Man kann jedoch runde nackte Flecke, die über eine zusammenhängende Pflanzendecke gestreut sind, auch auf tieferen Niveaus in unseren Gebirgen antreffen. Sie treten dann gewöhnlich auf Moor- oder Heideboden auf, ihr Durchmesser schwankt zwischen 0,5 und 5 m. In gewissen Teilen des Abisko-Gebietes findet man sie somit teils ganz nahe dem Strande des Torne Träsk, teils gleich oberhalb der Birkenwaldgrenze und an beiden Orten sind sie so zahlreich, dass sie der Landschaft sogar ein besonders charakteristisches Gepräge verleihen.

Diese kleinen Flecke unterscheiden sich von den oben beschriebenen auf den höheren Niveaus der *regio alpina* dadurch, dass sie nicht wie diese in einer Höhe mit der sie umgebenden Pflanzendecke liegen, sondern ihre Flächen sich gewöhnlich 0,5—2 dm über diese erheben. Sie bilden also eine Art von kleinen Hügeln (»Beulen«).

Ganz nahe dem Strande des Torne Träsk traf ich ein Zwergstrauchmoor an, das mit einer Vegetation von folgender Zusammensetzung bedeckt war:

<i>Arctostaphylos alpina</i> .....	fleckenweise r	<i>Vaccinium uliginosum</i> .....	s
<i>Empetrum nigrum</i> .....	z	<i>Festuca ovina</i> .....	v
<i>Vaccinium vitis idæa</i> .....	z	<i>Rhododendron lapponicum</i> .....	v
<i>Betula nana</i> .....	s	<i>Salix lapponum</i> .....	v
<i>Vaccinium Myrtillus</i> .....	s	<i>Sphagna</i> .....	fleckenweise r

Die fast horizontale Bodenfläche zeigte eine recht grosse Anzahl von den genannten kleinen Erderhöhungen. Beim Aufgraben dieser stellte sich heraus, dass sie hauptsächlich aus Gärlehm bestanden, in den jedoch grössere und kleinere Steine gemischt waren. Die Gärlehmbeulen durchsetzten die Torfdecke und hingen mit dem Lehmbett zusammen, auf dem der Torf ruhte. Sie waren offenbar durch eine vertikale Bewegung in der unter ihnen gelegenen Lehmmasse entstanden, indem diese von unten her die Torfdecke durchdrang. (Siehe das obere Profil, Fig. 5.) Dies ging u. a. daraus hervor, dass die Ränder der Torfdecke an den Lehmflecken

durch die hervorgedrungene Lehmmasse ein wenig aufgewölbt waren. Wo die Bodenfläche einigermassen geneigt war, waren sie an den unteren Seiten der Lehmbeulen etwas mehr gewölbt. (Siehe Fig. 5.)

Derartige Gebilde aus unseren Gebirgen sind bisher nur ganz vereinzelt beschrieben worden. E. BERGSTRÖM bespricht (2, 340—342) unter der Bezeichnung »knölrutmark« einen Polygonboden, der aus Vegetation tragenden, dicht neben einander stehenden kleinen Hügeln besteht, wie er nach seiner Angabe in unserem Gebirge gewöhnlich ist. Von diesem unterscheidet er »krater-rutmark«, einen Typus, der aus kraterartigen kleinen Erhöhungen besteht, deren Spitze nackter Lehm bildet, die aber eine an den Rändern erhöhte Pflanzendecke umgibt. Er meint, die Erhöhungen seien dadurch entstanden, dass der Lehm infolge von Wasserabsorption »aufgegoren« sei.

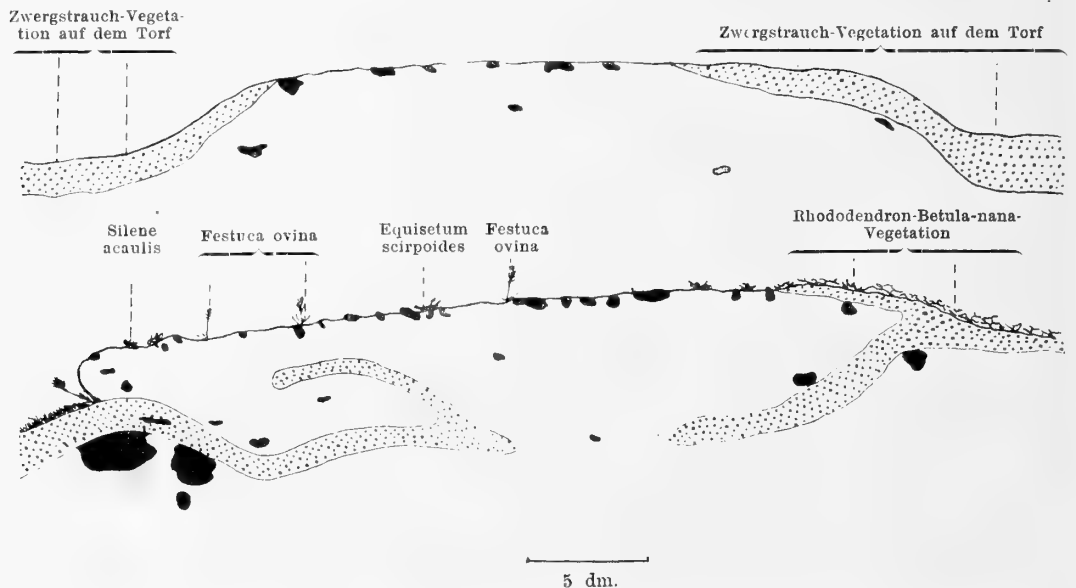


Fig. 5. Schnitte durch Gährlemerhöhungen, die Vegetations- und Torfdecke durchsetzen. Abisko, Torne Lappmark. In beiden Fällen senkt sich die Bodenfläche allmählich von rechts nach links. Die weissen Flächen bedeuten Gährlehm, die punktierten Torf und die schwarzen Steine. Höhe : Länge = 1 : 1.

HÖGBOM erwähnt aus den arktischen und subarktischen Gegenden »Rasenhügel, unter welchen es solche gibt, wo die Erde oben nackt liegt oder bisweilen aufquillt« (10, 326). Er scheint aber deren Entstehung hauptsächlich aus den Einwirkungen des Frostes herzuleiten. Genetisch mit diesen verwandt dürfte jedoch die von ihm (10, 357) besprochene »sehr allgemeine Kleinerscheinung« sein, die er auf pflanzenbedecktem Kiesboden angetroffen hat und die sich darin äussert, dass »Kies aus nackten Bodenflecken empordringt und wie kleine Ströme über den Pflanzenteppich herabfliesst«.

Es ist klar, dass die von mir angetroffenen Lehmerhöhungen derselben Kategorie angehören wie BERGSTRÖMS »kraterrutmark«. Einige von diesen zeigten auch

tatsächlich eine Ausbildung, die dies in bemerkenswerter Weise bekräftigte. Ihre Oberfläche war im allgemeinen nackt, wie dies auch bei den übrigen der Fall war. Nur einzelne Exemplare oder Kolonien von *Equisetum scirpoides*, *Festuca ovina*, *Pinguicula alpina*, *Salix reticulata*, *Saxifraga oppositifolia*, *Silene acaulis* und *Tofieldia palustris* hatten sich hie und da auf ihnen eingefunden. Das Eigentümliche dieser Lehmbeulen bestand jedoch darin, das sich ihre Ränder, besonders an der Seite, nach welcher der Boden sich neigte, wulstförmig über den sie umgebenden Pflanzenteppich erhoben. (Siehe das untere Profil, Fig. 5; Fig. 6 und 7.)



J. Frödin foto Juni 1915.

Fig. 6. Erderhöhung, eine geschlossene Vegetation durchsetzend. Abisko, Torne Lappmark.

Das erwähnte Profil, das durch eine der Lehmerrhöhungen längst der auf Fig. 6 bezeichneten Linie aufgenommen wurde, zeigt, dass sie von einer 20—45 cm dicken Lehmmasse gebildet wird, die besonders an der Distalseite über den Pflanzenteppich hervorgequollen ist. Dieser findet unterhalb des Lehmwulstes seine Fortsetzung in einem 7,5—10,0 cm dicken Torflager, das unter der ganzen Lehmmasse liegt, mit Ausnahme einer in deren Mitte befindlichen Partie, deren Durchmesser etwa 60 cm beträgt.

Offenbar ist die Lehmmasse durch dieses Loch in der Torfdecke hinaufgedrungen und hat sich dann über diese verbreitet. Die Ursache hiefür liegt ja nach BERGSTRÖM darin, dass der Boden lokal aus Gärlehm bestehe, der bei dem reichlichen Wasser-

zutritt während der Schneeschmelze grosse Wassermengen aufzusaugen und zurückzubehalten vermöge. Zuzufolge der hiedurch veranlassten Ausdehnung schiebe sich die Lehmmasse nach oben und durchbreche die Pflanzendecke. — Aber BERGSTRÖMS Theorie erklärt kaum, weshalb diese Gärlehm-Partien gerade die Verteilung der Erdmasse zeigen, wie sie die Lehmbeulen aufweisen. Dass, wie dieser Forscher annimmt, zuzufolge der Regelation eine Sortierung und eine Konzentration von feinem Material an gewissen Punkten stattgefunden habe, ist kaum wahrscheinlich, denn



*J. Frödin foto Juni 1915.*

Fig. 7. Der linke Teil des Profils durch die Gärlehmerrhöhung bei Abisko.  
(Siehe Fig. 5 oben.)

in diesem Falle würden die Gärlehmhügel gewiss im allgemeinen kleiner sein und dichter bei einander liegen.

Tatsächlich fand ich auch beim Graben, dass die Torfdecke nicht nur unter den Lehmerrhöhungen, sondern auch sonst eine Unterlage von Gärlehm hatte. BERGSTRÖMS Theorie über ihre Verteilung kann darum für diese Fälle nicht als zutreffend gelten. Sie könnten vielmehr auf folgende Weise erklärt werden.

Unter den Faktoren, welche die Regelation des Bodens in den arktischen und arktisch-alpinen Gebieten bedingen, dürfte der Wassergehalt der Erde einer der wichtigsten sein. Dieser ist im Frühling und Vorsommer, wenn die Bodenfläche

vom Wasser des schmelzenden Schnees überrieselt und befeuchtet wird, in der Regel sehr gross. Während des Spätsommers jedoch ist die Schneedecke von den tieferen Niveaus verschwunden und auch auf den höheren bleiben nur vereinzelt permanente und halbpermanente Schneefelder zurück, die nur in ihrer nächsten Umgebung den Boden durchtränken können. Wenn dann im Herbst die Temperatursenkung eintritt, hört auch die Schneeschmelze nahezu vollständig auf. Hiezu kommt noch, dass sich diese Jahreszeit in unseren Gebirgen gewöhnlich durch geringeren Niederschlag auszeichnet als der Sommer, weshalb der Boden da eine äusserst geringe Wasserzufuhr erfährt. Darum trocknen nicht nur auf den tieferen Niveaus, sondern auch an vielen Stellen der höheren die oberen Erdschichten mehr oder weniger vollständig aus.

Hieraus folgt, dass beim Eintritte des Winters, da die Temperaturverhältnisse unstreitbar mehr als zu irgend einer anderen Zeit des Jahres, der Regulation des Bodens günstig sind, eine solche doch auf vielen Plätzen nicht stattfinden kann, weil dem Boden Wasser fehlt. An anderen Stellen wieder ist die Bodenfeuchtigkeit so gering, dass die durch das Gefrieren des Bodens hervorgerufene Erweiterung ganz unbedeutend ausfällt und auch tatsächlich wenigstens während eines Teiles des Winters von der Kontraktion aufgewogen wird, die infolge der starken Abkühlung der Erdmasse stattfinden muss.

Diesen Verhältnissen dürfte bei der Diskussion über die Regulation und deren Bedeutung im allgemeinen wohl zu wenig Beachtung geschenkt worden sein. Soviel ich weiss, hat sie bisher nur SERNANDER (18, 55) hervorgehoben. (Vgl. jedoch BODMANS Untersuchungen (3, 64—65).)

Für das Eindringen des Frostes in den Boden während des Winters ist es natürlich von Bedeutung, ob die Mineralerde von Torf und zusammenhängender Vegetation bedeckt ist, die ja beide schlechte Wärmeleiter darstellen. Eine geschlossene Pflanzendecke kann geradezu ebenso grossen wärmeisolierenden Einfluss ausüben wie eine Schneedecke von derselben Dicke (vgl. 5). An den Stellen einer derartigen Torf- oder Pflanzendecke, die dünner oder besser wärmeleitend sind als ihre Umgebung, dringt der Frost früher in den darunter liegenden Lehm ein. Ist dieser nun stark wasserhältig, so erweitert er sich beim Gefrieren hinreichend, um sich nach aufwärts zu schieben und einen kleinen Hügel zu bilden. Später gefriert zwar auch in der Umgebung die Oberfläche des Lehms, aber eine Aufwölbung derselben im Verhältnisse zu den Lehmhügeln findet trotzdem nicht statt, weil gleichzeitig auch die Lehmmasse unter diesen gefriert und sich ausdehnt.

Indessen wird die Pflanzen- und Torfdecke auf den kleinen Hügeln dünner, hauptsächlich durch die Winderosion, welcher Faktor gerade bei Eintritt des Winters, wenn der Boden trocken und das Erosionsvermögen des Windes dank dem mitfolgenden Schnee besonders gross ist, eine bedeutende Rolle spielt. Zwar muss man mit BERGSTRÖM (2, 341) annehmen, dass die Lehmhügel beim Auftauen der Tjäle im Frühjahr wieder einsinken. Aber infolge der von Jahr zu Jahr fortschreitenden Verdünnung der Torf- und Pflanzendecke wirkt der Prozess jedesmal mit grösserer

Intensität, bis sie definitiv zerstört ist. — Im Frühling, wenn zuerst die Lehmhügel schneefrei werden und die gefrorene Lehmmasse in der Spitze auftaut, kann sie mit Schmelzwasser gesättigt werden und wie ein Brei über die Vegetation der Umgebung hingleiten.

Doch kommt es vor, dass Gärlehm, der von einem Torflager der geringen Dicke, die das Profil zeigt, bedeckt ist, zwar Ende Juni so von Wasser erfüllt ist, dass er schwankt, wenn man über ihn hinschreitet, aber einen Monat später trotz des Torflagers so weit trocknen kann, dass er vollständig feste Konsistenz besitzt. Anfangs September kann man in diesem Falle solchen antreffen, der praktisch genommen trocken ist. Eine Erweiterung durch den Frost kann, wie oben gesagt, darum nicht in Frage kommen.

Aber beim Auftauen der Tjäle im Frühling macht sich die Erwärmung rascher geltend, wo die Pflanzen- und Torfdecke besonders dünn ist, so dass die Lehmmasse dort früher erwärmt wird als in der Umgebung. Das Schmelzwasser sickert ein und wird von dem trockenen Lehm aufgenommen, in dem es bis auf das Niveau gelangt, zu welchem der Frost aus dem Boden gekommen ist. In demselben Masse als dieses Niveau sinkt, dringt auch das Wasser weiter vor. Zufolge der Wasserabsorption erweitert sich die Lehmmasse und es können lokale Erhöhungen entstehen, an denen der breiartige Lehm sogar die Pflanzendecke durchbrechen und über sie hinquillen kann, wie dies das Profil zeigt.

Aus diesem geht auch hervor, dass in der über den Pflanzenteppich hingeglittenen Lehmmasse eine Torfpartie eingelagert ist. Sie dürfte vom »Krater« selbst herrühren, an dem die Torfdecke zufolge des Druckes der von unten andrängenden Lehmmasse entzweigerissen ist. Auf ihrem jetzigen Platz ist die Torfdecke von allen Seiten in Lehm eingebettet, was darauf hindeutet, dass sie von einer plastischen, also weichen, von Wasser erfüllten Lehmmasse dorthin transportiert wurde. Wäre dagegen die Bewegung in dieser von der Regelation hervorgerufen und die Transportierung durch die Verschiebung einer harten, gefrorenen oder gefrierenden Masse verursacht, so würde wohl die Torfpartie ganz an deren Seite oder unter sie gedrückt worden sein.

Es zeigt sich auch, dass das Torflager, über das die Lehmmasse hingeglitten ist, im Verhältnis zur Umgebung gesunken ist (siehe Fig. 5 und 7), was offenbar darauf beruht, dass der Lehm unter jenem in horizontaler Richtung gegen das Loch im Torf geflossen ist. Auch dies Verhältnis dürfte darauf hinweisen, dass die Erweiterung der Masse, welche die Bewegung hervorgerufen hat, hauptsächlich auf der Wasserabsorption beruht, durch die die Masse plastisch wurde, nicht auf der Regelation, die wohl nur eine Bewegung in vertikaler Richtung hätte veranlassen können.

Anderseits zeigt das Profil, dass die Lehmmasse im allgemeinen recht blockfrei ist, aber einen ziemlich grossen Reichtum an Steinen auf ihrer Oberfläche aufweist. Diese Konzentration des groben Materiales an der Oberfläche dürfte vielleicht in der von HÖGBOM und HAMBERG hervorgehobenen Weise durch Regelation vor sich gegangen

sein, möglicherweise während der Frühjahrfröste, die zuweilen in irgendeiner Periode des Übergangs von der kalten zur warmen Jahreszeit auftreten, oder während ungewöhnlich nasser Herbstes. Wenn auch in dem hier beschriebenen Falle die Lehmbeulen hauptsächlich als ein Gärlehm-Produkt betrachtet werden müssen, darf man es doch wohl für wahrscheinlich halten, dass die Regelation gewissermassen bei ihrer Entstehung mitgewirkt habe.

Es scheint übrigens, als ob für derartige Gebilde eine mit der von mir ange deuteten Erklärung recht übereinstimmende längst schon gegeben worden wäre. MIDDENDORFF dürfte nämlich in den folgenden Zeilen (13, 505—506) ebendasselbe Phänomen meinen, das er an der Nordküste Sibiriens angetroffen hat: »Neben



*J. Frödin foto Juli 1915.*

Fig. 8. Übergangsform zwischen Lehmhügel und Fliesserdeterrassen.  
Hochgebirgsebene oberhalb von Abisko.

diesen (Frost?-) Rinnen sind denn wohl auch die kleinen, nur ein paar Fuss weiten Schlamm-Ergiessungen zu erwähnen, welche an solchen Stellen die Tundra dicht besetzen, wo eine dünne Schicht grasigen Lehmes Gneiskuppen bedeckt. Diese Ergiessungen scheinen sich an einzelnen Flecken Luft zu machen, an denen das Moos minder fest an die Unterlage angefroren ist als die gesamte Moosdecke.»

Die Entstehung der Lehmerhöhungen muss also durch eine vertikale, von der Wasserabsorption und Regelation hervorgerufene Bewegung in der Erdmasse veranlasst sein. Sie unterscheiden sich demnach in genetischer Hinsicht von den oben beschriebenen Lehmflecken des höheren Niveaus, in denen man keine Spur einer vertikalen Bewegung nachweisen kann, da sich ihre Fläche gewöhnlich nicht im geringsten über die Pflanzendecke der Umgebung erhebt. Welche Kräfte bei der



Entstehung der letzteren mitgewirkt haben, dürfte man nicht mit Sicherheit entscheiden können, bevor nicht experimentelle Untersuchungen über die Prozesse angestellt sind, die sich tatsächlich auf dieser Art Boden abspielen. Leider konnte ich meine diesbezüglichen Pläne aus Mangel an geeigneten Instrumenten noch nicht verwirklichen.

Zwischen den erwähnten Lehmbeulen und der Terrassenfliesserde gibt es zahlreiche Übergangsformen. So fand ich im Juni 1915 zwischen Abisko und Tjuonavagge (»Lapporten«) einige hundert *m* oberhalb der Waldgrenze eine eigentümliche Fliesserdelandschaft vor. Auf dem schwach geneigten Terrain lagen zahlreiche Terrassen in der Länge einiger *m*, deren untere Teile sowohl in der Neigungsrichtung des Bodens als auch an den Seiten über die unter ihnen gelegene Pflanzendecke wulstartig hervorgequollen waren. Zwischen die mehr oder weniger nackten Terrassenflächen schoben sich darum rinnenförmige, vegetationsbedeckte Furchen ein. Die unteren, distalen Teile der Terrassen sind zungenförmig ausgebreitet im Verhältnis zu den schmälern proximalen, die allmählich in den gleichmässigen Abhang oberhalb ihrer übergehen. (Siehe fig. 8.)

Beim Graben in diesen Terrassen ergab sich, dass sich die Pflanzendecke sowohl von unten als auch von den Seiten her unterhalb der Flächen in einer bis 2 *cm* dicken Torfschicht fortsetzte, die von Gärlehm sowohl über- als unterlagert war und mitten in dem distalen Teile endigte, in dem die Torfdecke demnach ein Loch hat. Dieses dürfte also in der oben geschilderten Weise als Krater dienen. Ein Teil der Lehmmasse in den unteren, zungenförmigen, breiteren Partien der Terrassen dürfte also von unten stammen und ist demnach nicht durch Fließen von höheren Teilen des Terrains hingekommen. Zufolgedessen muss man sich wohl fragen, ob dies nicht auch, wenngleich in geringerem Grade, bei den Terrassen auf dem normalen Terrassenfliessboden der Fall ist.

Eine eigentümliche Modifikation der gerade erwähnten Fliesserdeform fand sich auf der östlichen Seite des Nuolja. Die Terrassen haben da eine Länge bis zu 40 und 50 *m*. Die Breite wechselt zwischen 1,8 und 2,7 *m*. Überraschend ist aber, dass deren Längsachsen mit der Neigungsrichtung des Bodens einen Winkel von etwa 45° bilden. Die vegetationsbedeckten Rinnen, welche die Terrassen von einander trennen, streichen darum schräg über den Abhang. (Siehe Tafel IV und Fig. 9.) Aus diesem Grunde ist ihre obere Seite meist 30—35 *cm* höher als die untere, die sich in der Regel nicht mehr als 5—15 *cm* über den flachen Boden erhebt. Die Rinnen sind von Heidevegetation bedeckt, die sich auf dem Boden meist als *Festuca-ovina*-Heide von folgendem Typus zeigte:

#### Tiefste Feldschicht

<i>Festuca ovina</i> .....	r—d	<i>Linnæa borealis</i> .....	v
<i>Vaccinium vitis idæa</i> .....	z	<i>Luzula arcuata</i> .....	v
<i>Betula nana</i> .....	v	<i>Pedicularis lapponica</i> .....	v
<i>Calamagrostis lapponica</i> .....	v		



## Bodenschicht

<i>Polytrichum juniperinum</i> .....	r	<i>Cladina rangiferina</i> .....	s
Andere Moose .....	r	<i>Stereocaulon paschale</i> .....	v
<i>Cetraria islandica</i> .....	v	<i>Thamnia vermicularis</i> .....	v
» <i>nivalis</i> .....	v		

Die Terrassenflächen, die im allgemeinen sehr eben und vegetationslos waren — nur hie und da waren sie von den oben Seite 8 beschriebenen Vegetations-



J. Frödin foto Juli 1915.

Fig. 9. Terrassen, die in einem Winkel von  $45^\circ$  gegen die Neigungsrichtung des Bodens streichen. Der Boden fällt vom Hintergrunde gegen den Vordergrund ab.

streifen überquert — fielen in der Neigungsrichtung des Bodens ab, also schräg gegen ihre unteren Seiten. (Siehe Tafel IV und Fig. 9.)


Die Bildung, die ich auf einem Niveau von 1000—1100 m Seehöhe antraf, ist möglicherweise dieselbe, die Högbom von diesem Gebirge erwähnt (10, 332—333). Ich teile die Ansicht dieses Forschers, dass die Rinnen nicht durch Erosion des rinnenden Wassers entstanden sein können, denn in diesem Falle wäre es u. a. unerklärlich, warum nur sie und nicht auch die Flächen von Pflanzen bekleidet sind.

Schwer zu erklären ist jedoch, warum die Terrassen und die zwischen ihnen liegenden Rinnen schräg zur Neigungsrichtung des Bodens streichen. Die Erschei-

nung dürfte wohl nicht auf der vom Winde hervorgerufenen Ablenkung des Erdfließenprozesses beruhen. Denn einerseits gibt es keinen Anlass zu der Annahme, dass der nördliche Wind in diesem Lokal so viel stärker sei als der südliche. Anderseits zeigen die besonders ebenen Terrassenflächen keine Spur von Winderosion. Auch die *Festuca-ovina*-Vegetation, die an den Seiten der Terrassen hoch emporsteigt, macht nicht den Eindruck, als sei sie dem Winde besonders stark ausgesetzt. Hier gilt also, was PHILIPPI jüngst betreffs der Entstehung des Streifbodens gezeigt hat (14, 321): »Wo die gewöhnlichen Spuren von Winderosion fehlen, kann man dieser auch keinen Einfluss auf die Entstehung der fraglichen Erscheinung zuschreiben».

Anderseits kann man wohl mit HÖGBOM (10, 333) sagen, es bestehe die Möglichkeit, dass die Struktur des darunterliegenden Berggrundes an dem Entstehen der Bildung mitgewirkt habe. Dies könnte der Fall sein, wenn die Prozesse, welche die Terrassen erzeugt hatten, eine gewisse Mindestdicke der Erddecke erforderten, damit sie sich geltend machen konnten. Den Rinnen würden dann härtere, aufragende und weniger von Erde bedeckte Partien des festen Berges entsprechen.

Die von mir angestellten Grabungen schienen jedoch nicht die Annahme zu stützen, dass die Erddecke unter den Rinnen von besonders geringer Dicke sei. Dagegen ergaben sie, dass diese aus ziemlich steinfreiem Gärlehm bestand, der sowohl in den Terrassen als auch unter den Rinnen von derselben Beschaffenheit war. Bei jenen war aber die Lehmmasse an der Oberfläche selbst stark mit Blöcken erfüllt (siehe Fig. 9 u. Tafel IV), vielleicht ein Zeichen dafür, dass sich auch hier der Frost geltend gemacht hat. Überdies zeigte sich jedoch, dass sich die Pflanzendecke des Bodens der Rinnen oft unter den über ihnen liegenden Terrassen in einer 1—2 cm starken Torfschicht fortsetzte, die von einer 20—30 cm starken Lehmmasse überlagert war. In einigen Terrassen fanden sich sogar zwei derartige Torfschichten, von einem zwischen ihnen liegenden Lehmlager getrennt. Jedes dieser Torflager war zusammenhängend und die Wechsellagerung dürfte einzig und allein das Ergebnis eines Kampfes zwischen der Vegetation und einer plastischen, von Wasser gefüllten Lehmmasse darstellen, die abwechselnd über den Pflanzenteppich hingeflossen und dann wieder dadurch gebunden worden ist, dass sich dieser über sie ausgebreitet hat.



## Literaturverzeichnis.

1. ANDERSSON, J. G., Solifluction, a component of subaërial denudation. — *Journal of Geology*. Vol. 14. Chicago 1906.
  2. BERGSTRÖM, E., En märklig form av rutmark från barrskogsregionen i Lappland. — *Geol. Förh. Förh.* Bd 34 (1912). H. 3. Sthlm 1912.
  3. BODMAN, GÖSTA, Meteorologische Beobachtungen der schwedischen Südpolarexpedition. III. — *Wissenschaftliche Ergebnisse d. schwed. Südpolarexp. 1901—1903*. Bd 2. Lief. 4. Sthlm 1910.
  4. FRIES, THORE C. E., Botanische Untersuchungen im nördlichsten Schweden. — *Vetenskapliga och praktiska undersökningar i Lappland, anordnade av Luossavaara—Kirunavaara A.-B.* Upsala 1913.
  5. FRÖDIN, JOHN, Beobachtungen über den Einfluss der Pflanzendecke auf die Bodentemperatur. — *Lunds Univ:s Årsskrift*. N. F. Afd. 2. Bd 8. Nr 9. Lund 1913.
  6. —, —, Geografiska studier i St. Lule älvs källområde. — *Sveriges Geol. Undersökning. Årsbok 7 (1913)*. Nr 4. S. G. U. Ser. C. Nr 257. Sthlm 1914.
  7. HAMBERG, AXEL, Zur Kenntnis der Vorgänge im Erdboden beim Gefrieren und Auftauen sowie Bemerkungen über die erste Kristallisation des Eises in Wasser. — *Geol. Förh. Förh.* Bd 37 (1915). H. 5. Sthlm 1915.
  8. HOLMSEN, GUNNAR, Spitsbergens jordbunds- og de bidrag dens undersøkelse har kunnet gi til forstaaelsen av de i arktiske land optrædende varige isleier i jorden. — *Det Norske Geografiske Selskaps Aarbok 24 (1912—1913)*. Kristiania 1914.
  9. HÖGBOM, BERTIL, Einige Illustrationen zu den geologischen Wirkungen des Frostes auf Spitzbergen. — *Bull. of the Geol. Instit. of Upsala*. Vol. 9 (1903—1909). Upsala 1910.
  10. —, —, Über die geologische Bedeutung des Frostes. — *Bull. of the Geol. Instit. of Upsala*. Vol. 12 (1914). Upsala 1914.
  11. KJELLMAN, F. R., Om växtligheten på Sibiriens nordkust. — *Vega-expeditionens vetenskapliga iakttagelser*. Bd 1. Sthlm 1882.
  12. MEINARDUS, WILH., Über einige charakteristische Bodenformen auf Spitzbergen. — *Sitz-Ber. d. Mediz.-naturw. Ges. zu Münster i. W.* Bonn 1912.
  13. v. MIDDENDORFF, A. TH., Reise in den äussersten Norden und Osten Sibiriens. Bd 4. Th. 1. St. Petersburg 1867.
  14. PHILAPPI, E., Geologische Beobachtungen auf der Possession-Insel. — *Deutsche Südpolarexp. 1901—1903*. Bd 2. Berlin 1912.
  15. RESVOLL-DIESET, HANNA, Lidt om Spitsbergens plantevekst. — *Det Norske Geogr. Selskaps Aarbog 20 (1908—1909)*. Kristiania 1909.
  16. RESVOLL-HOLMSEN, HANNA, Om jordbundsstrukturer i polarlandene og planternes forhold til dem. — *Nyt Magazin f. Naturvidenskaberne*. Bd 47. Kristiania 1909.
  17. SAPPER, KARL, Über Abtragungsvorgänge in den regenfeuchten Tropen und ihre morphologischen Wirkungen. — *Geogr. Zeitschr. herausg. von A. HETTNER*. Jahrg. 20. Leipzig 1914.
  18. SERNANDER, RUTGER, Flytjord i svenska fjälltrakter. — *Geol. Förh. Förh.* Bd 27 (1905). Sthlm 1905.
  19. WULFF, THORILD, Botanische Beobachtungen aus Spitzbergen. Lund 1902.
-

## Erklärungen zu den Tafeln.

- Tafel I. Der Distalteil einer Fliesserdeterrasse, aus *dm*-grossen Steinen bestehend. Der 2 *dm* hohe Distalabsturz ist von Vegetation bekleidet (siehe näher Seite 10). Unterhalb desselben eine Fläche mit einem Böschungswinkel von ungefähr 20°. Die auf derselben lebende Vegetation ist auf Seite 10 beschrieben. Nieras, Lule Lappmark. — Verf. photo Juli 1914.
- Tafel II. Steinnetz auf dem östlichen Plateau des Nieras, 1100 *m* ü. M., Lule Lappmark. Die Erdinseln innerhalb der Steingürtel sind teilweise mit Vegetation bekleidet. (Siehe weiter Seite 15 und 16.) — Verf. photo Juli 1914.
- Tafel III. Vegetationsnetz auf dem Karanestjåkko, Nieras. 900 *m* ü. M., Lule Lappmark. (Siehe weiter Seite 17—18 oben.) — Verf. photo Aug. 1914.
- Tafel IV. Terrassen, die in einem Winkel von 45° gegen die Neigungsrichtung des Bodens streichen. Der Boden fällt auf dem Bilde von rechts nach links ab. Nuolja, 1000 *m* ü. M. (Siehe Seite 28—29 oben.) — Verf. photo Juli 1915.

## Inhalt.

	Seite
Einleitung .....	3
Das Verhältnis der Vegetation zu den Schlammströmen und Fliesserdezungen .....	5
Das Verhältnis der Vegetation zu den verschiedenen Arten des Strukturbodens .....	14
Die Steinnetze und ihre Vegetation .....	14
Vegetationsnetze .....	17
Lehmhügel und Lehmbeulen .....	21
Literaturverzeichnis .....	31
Erklärungen zu den Tafeln .....	32





TAFEL II.







TAFEL III.





Lands Universitets Årsskrift. N. F. Avd. 2. Bd 14. Nr 24.  
K. Fysiografiska Sällskapets Handlingar. N. F. Bd 29. Nr 24.

TAFEL IV.





# ÜBER STAMINALE PSEUDAPETALIE

UND DEREN BEDEUTUNG FÜR

## DIE FRAGE NACH DER HERKUNFT DER BLÜTENKRONE

VON

SV. MURBECK

---

MIT 10 TEXTFIGUREN

LUND

C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG

OTTO HARRASSOWITZ

Der K. Physiographischen Gesellschaft am 12. Dezember 1917 vorgelegt.

LUND 1918

HÅKAN OHLSSONS BUCHDRUCKEREI

In einer 1915 erschienenen Arbeit, »Zur Morphologie und Systematik der Gattung *Alchemilla*» (Lunds Univ. Årsskrift, N. F. Afd. 2 Bd. 11. Nr 8), habe ich gezeigt, dass die Gattung *Alchemilla* hinsichtlich des Verhaltens der Blütenkrone in zwei verschiedenen Typen auftritt. Innerhalb der Section *Aphanes*, zu welcher, wie ich es l. c. aufgewiesen, nicht nur *Alch. arvensis* (L.) Scop. und deren nächste Verwandte in der Mittelmeerregion zu rechnen sind, sondern auch zahlreiche süd- und zentral-amerikanische Arten, liegt, wie bei der südamerikanischen Section *Fockella*, wirkliche Apetalie vor, indem der Kronblattkreis ganz unterdrückt ist; die in der Blüte vorhandenen Staubblätter, die episepal und gewöhnlich bloss zwei sind und vom Innenrande des Blütendiskus ausgehen, sind wirkliche Androecealglieder. Bei der sehr formenreichen Section *Eualchemilla* hingegen ist die Apetalie nur scheinbar: die vier vorhandenen Staubblätter, welche hier alternisepal und ausserhalb des Diskus inseriert sind, müssen nämlich als Kronblätter aufgefasst werden, welche die Gestalt von männlichen Sexualblättern angenommen haben. Die dieser Section angehörenden Formen bieten also ein Beispiel von dem dar, was ich hier staminale Pseudapetalie nennen will.

Da das Fehlen von Kronblättern bei *Alchemilla* also nicht immer auf deren Abort beruht, sondern oft genug darauf, dass sie in Staubblätter umgewandelt sind, fand ich es von Interesse zu ermitteln, wie es sich mit der Apetalie bei gewissen anderen Rosaceen verhält, und zwar besonders bei einigen Gattungen, deren nächste Verwandte mit wohlentwickelter Krone versehen sind. Eine mit diesem Augenmerk vorgenommene Untersuchung von *Neviusia*, *Coloegyne* und *Cercocarpus* zeigte, dass auch diese Gattungen Beispiele staminaler Pseudapetalie darbieten. Verschiedene andere Fälle waren mir übrigens durch meine früheren Untersuchungen über den Blütenbau der Papaveraceen [K. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 50. No. 1 (1912)] bekannt, und ein Streifzug auf das Gebiet der teratologischen Literatur gab ausserdem an der Hand, dass zahlreiche dort erwähnte Blütenanomalien tatsächlich der hier in Frage kommenden Erscheinung anzureihen sind.

Die staminale Pseudapetalie ist, wenn man von dem rein teratologischen Gesichtspunkte absieht, bisher fast gänzlich unbeachtet gewesen. Ein Überblick der konstatierten Fälle zeigt jedoch, dass diese Erscheinung ein nicht unbedeutendes

allgemeines Interesse beanspruchen kann, indem sie geeignet scheint, über die Frage nach der Herkunft der Blütenkrone Licht zu werfen.

Schon vor langer Zeit wurde bekanntlich die Ansicht ausgesprochen, dass der Blütenkrone, als Organkomplex betrachtet, nicht dieselbe Selbständigkeit zuzuschreiben ist wie beispielsweise den Sexualblättern. So hat schon A.-P. DE CANDOLLE folgendes ausgesprochen [Mém. de Physique et de Chimie de la Soc. d'Arcueil, T. 3. p. 394 (Paris 1817)]: »Les pétales — — — ne sont autre chose que des étamines extérieures, qui dans l'état naturel et ordinaire des choses sont transformées en lame ou en cornets» und weiter (l. c. p. 396): »les pétales ne sont point des organes spéciaux, mais un état particulier des étamines. Les pétales sont des étamines avortées ou transformées au même titre et d'une manière au moins aussi claire que les écailles des bourgeons sont des feuilles». — Wenn man von ČELAKOVSKÝ absieht, der noch weiter ging, indem er alle Perianthien als Umbildungen von Staubblättern betrachtete [Sitz.-Ber. d. K. Böhm. Ges. d. Wiss., Math.-Nat. Cl. Jahrg. 1900, p. 46 (Prag 1901)], haben sich die neueren Morphologen im Ganzen der Auffassung DE CANDOLLE's gegenüber sehr skeptisch verhalten. GOEBEL findet sie zwar für eine Anzahl von Fällen begründet, warnt aber gegen Generalisierung [Beitr. z. Kenntn. gefüllter Blüten, p. 276 (Jahrb. f. wiss. Bot. XVII, Berlin 1886)], und VELENOVSKÝ bezeichnet sie als betreffs ihrer Gemeingültigkeit verfehlt [Vergl. Morphol. d. Pfl., III, p. 918 (Prag 1910)].

Die Stützpunkte, die man bisher für die Auffassung angeführt, dass die Petalen umgewandelte Staminablätter seien, müssen tatsächlich als sehr schwach bezeichnet werden. Bekanntlich hat man sich teils darauf berufen, dass bei verschiedenen Pflanzenformen alle möglichen Übergänge zwischen Kron- und Staubblättern, regelmässig oder mehr zufällig, auftreten, teils auch darauf, dass in einer Menge gefüllter Blüten überzählige Kronblätter nicht nur beweislich durch petaloide Umbildung von Staubblättern zustande gekommen sind, sondern auch unter gewissen Umständen leicht sich in solche zurückwandeln. An und für sich kann das Vorkommen von Zwischenformen zwischen Kron- und Staubblättern bloss als ein Beweis für einen gewissen phylogenetischen Zusammenhang zwischen diesen Blattkategorien betrachtet werden; als Stütze dafür, dass die Kronblätter aus Staubblättern entstanden, kann das Auftreten solcher Übergangsgebilde offenbar nicht gelten, so lange man nicht in jedem einzelnen Fall die Richtung kennt, in der die Metamorphose verlaufen ist, oder die Verhältnisse, durch welche sie beeinflusst worden ist (*Nymphaea*). Die Fälle betreffend, wo solche Übergangsgebilde petalisierte Staubblätter sind (*Mesembryanthemum*, *Zingiberaceae*, *Marantaceae*), ist ausserdem zu bemerken, dass, wie bereits GOEBEL (l. c.) hervorgehoben, nicht bloss Staubblätter sondern öfters auch Pistille und Kelchblätter, zuweilen auch Hochblätter, corollinische Natur annehmen. — Was wieder den Umstand betrifft, dass in einer Menge von gefüllten Blüten alle oder ein Teil der überzähligen Kronblätter durch Umbildung von Staubblättern entstanden sind und oft sich in solche zurückwandeln, so beweist dies offenbar nichts rücksichtlich der in der Blüte normal vorfindlichen Kronblätter.



Das Problem von der Herkunft der Blütenkrone muss meiner Meinung nach von einem ganz neuen Gesichtspunkte aus in Angriff genommen werden, indem man die »normale« Krone ins Auge fasst und untersucht, ob sich ihre Blätter unter Einwirkung von Faktoren, die denen ganz entgegengesetzt sind, welche man sich als Ausbildung von Petalen verursachend oder begünstigend denken muss, Neigung zeigen, die Gestalt von Staubblättern anzunehmen. Es liesse sich ja nämlich denken, dass Arten oder Gattungen, die sonst entomophilen Gruppen angehören, aber selbst sich in der Richtung von Anemophilie entwickelt haben, Beispiele davon darbieten könnten, dass die Petalen, falls sie wirklich von männlichen Sexualblättern abstammen; vor ihrem vollständigen Verschwinden wieder die Gestalt von Staubblättern annähmen, dasselbe könnte man sich ja, unter der erwähnten Voraussetzung, als überhaupt mit den Petalen von Pflanzenindividuen oder einzelnen Blüten eintreffend denken, welche im Experiment oder in der Natur, in höheren Grade Einflüssen ausgesetzt gewesen sind, die auf die Ausbildung typischer Kronblätter hemmend eingewirkt.

Um bei einer solchen Behandlung der Frage der Lösung derselben näher zu kommen, ist offenbar nicht nur eine einigermaßen genaue Vorstellung davon nötig, wie verbreitet die staminale Pseudapetalie im Pflanzenreiche ist, sondern auch eine Kenntnis der Verhältnisse, unter welchen sie in jedem einzelnen Falle zustande gekommen ist. Besonders in dieser letzteren Hinsicht ist das zur Verfügung stehende Beobachtungsmaterial recht mangelhaft — was übrigens ganz natürlich ist, da es, wie oben angedeutet, zum grössten Teil in rein teratologischer Absicht zusammengebracht ist. In der vorliegenden Arbeit werde ich aber, nachdem ich in erster Reihe über die Verhältnisse bei den drei obenerwähnten Rosaceen-Gattungen berichtet, eine Zusammenstellung teils meiner übrigen eigenen Beobachtungen, teils hiehergehörender Literaturangaben (hauptsächlich aus PENZIG's Pflanzenteratologie) geben; auf Grundlage des Materiales, welches mir in dieser Weise zur Verfügung gestanden, werde ich sodann versuchen, die Bedeutung der staminalen Pseudapetalie für die Frage nach der Herkunft der Blütenkrone zu beleuchten.

---

## I. Staminale Pseudapetalie bei *Neviusia*, *Cercocarpus* und *Coleogyne*.

### 1. *Neviusia* A. GRAY.

Diese nordamerikanische Gattung, die nur die Art *N. alabamensis* A. GR. umfasst, ist mit der ostasiatischen, ebenfalls monotypischen Gattung *Kerria* nahe verwandt, von der sie sich jedoch u. A. durch die konstante Abwesenheit von Kronblättern unterscheidet. — Die im Folgenden mitgeteilten Beobachtungen sind an lebendem Material angestellt, das mir Obergärtner A. LANGE in Kopenhagen gütigst aus dem dortigen botanischen Garten zugesandt hat.

Der gegen die Fruchtreife etwas anwachsende Kelch misst während der Anthese, wenn die Sepalen fast horizontal abstehen, im Durchmesser etwa 15 mm. Das Hypanthium ist breit trichterförmig und oben deutlich fünfseitig mit den Ecken in den Zwischenräumen zwischen den Sepalen stehend. Seine innere Seite ist dicht und kurz behaart und zeigt, soweit ich habe finden können, keine Nektarabsonderung. Kronblätter sind nie beobachtet worden. Das Androeceum besteht aus 40—70 Staubblättern mit fadenschmalen, aber ziemlich steifen, bis 1 cm. langen, sahnenweissen Filamenten und ziemlich kleinen schwefelgelben Antheren, die zwar nicht typisch versatil sind, aber doch, dadurch dass die Filamentspitze sehr fein ist, eine gewisse Beweglichkeit besitzen. Die 2—6 Karpiden besitzen fadenförmige Griffel von ungefähr gleicher Länge wie die inneren Staubblätter. Hier ist besonders hervorzuheben, dass die Narbenpapillen nicht auf die Gipfelpartie des Griffels beschränkt sind, wie bei *Kerria*, sondern dass sie der inneren Seite entlang fast bis zum Griffelgrunde fortsetzen. Selbst wenn man vom Fehlen der Krone absieht, gibt es also Verschiedenes, was darauf hin deutet, dass die Blüte von *Neviusia* nicht entomophil ist, und dass die Pollination einfach dadurch zu stande kommt, dass ein Teil des Pollens auf die Narbenstreifen herabfällt.

Was besonders die Apetalie betrifft, so zeigt eine eingehendere Untersuchung, dass die Plätze, welche die Kronblätter hätten einnehmen sollen, keineswegs leer stehen. In den fünf Ecken des Hypanthiums trifft man nämlich ebensoviele Staubblätter, die so hoch hinauf und so weit nach aussen inseriert sind, wie es überhaupt möglich ist, indem die Basalteile der Staubblätter direkte Fortsetzungen

der Ecken des Hypanthiums darstellen. In Fig. 1 A sind zwei dieser Staubblätter eingezeichnet; die drei übrigen sind, gleichwie die anderen Staubblätter, am Grunde abgeschnitten, so dass nur die Insertionsflächen hervortreten, und zwar als kleine weisse Ellipsen. — Die fünf fraglichen Staubblätter betreffend ist es übrigens zu bemerken, dass sie, obgleich sich ihre Insertionspunkte ganz aussen an der Peripherie befinden, doch stets etwas kürzer sind als die zunächst innerhalb ihrer stehenden, während bei anderen Rosaceen die vom Rande des Hypanthiums ausgehenden Androecealglieder länger als die weiter unten befindlichen zu sein pflegen. Wenn hingegen einzelne Kronblätter in Staubblätter umgebildet werden, wie es bei gewissen Rosaceen zuweilen vorkommt, so erreichen die Filamente derselben fast nie dieselbe Länge wie die der äussersten Androecealglieder.

Dass die fünf äussersten staubblattähnlichen Organe bei *Neriusia* nicht wirkliche Androecealglieder sondern umgewandelte Kronblätter sind, ergibt sich jedoch am besten aus dem Verlauf der Gefässbündel in der Blüte. Aus Fig. 1 A ist ersichtlich, dass 10 kräftige Gefässbündel das Hypanthium durchziehen, 5 episepale, die sich als Mittelnerven der Kelchblätter in diese hinaus fortsetzen, und 5 alternisepale, welche, nachdem sie nach jeder Seite einen Ast ausgesandt, der die Seitennerven zu zwei benachbarten Kelchblättern enthält, in die staubblattähnlichen Blattorgane hinauslaufen. Eine Blüte von *Kerria japonica* (Fig. 1 B)

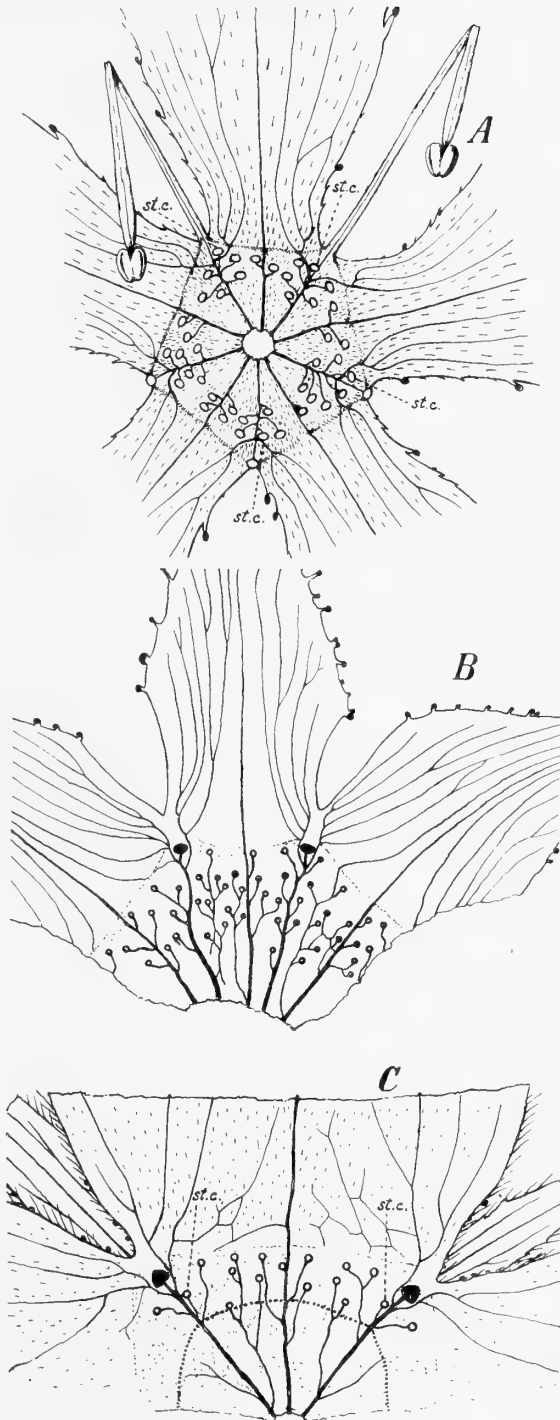


Fig. 1.

zeigt dieselben Verhältnisse, bloss mit dem Unterschied, dass die alternisepalen Gefässstämme, nachdem sie Seitenäste an zwei angrenzende Kelchblätter abgegeben, in die

Petalen hinauslaufen, deren Insertionsflächen ganz schwarz gezeichnet sind. In entsprechender Weise verhält sich nicht nur die tetramer gebaute Blüte von *Rhodotypus kerrioides* (Fig. 1 C), sondern auch andere mit Kronblättern versehene Rosaceen (Fig. 3, F—L): überall setzt sich der mittlere Schenkel der oben dreiästigen alternisepalen Gefässbündel in ein Kronblatt hinaus fort. Meiner Meinung nach kann man nicht umhin hieraus zu folgern, dass die Organe bei *Neviusia*, die von dem betreffenden Schenkel innerviert werden, morphologische Gegenstücke der Kronblätter der übrigen Rosaceen sind, oder mit anderen Worten dass die Petalen in der Gestalt männlicher Sexualblätter zugegen sind.

Mit dieser Auffassung kommt auch das wirkliche Androeceum von *Neviusia* in bessere Übereinstimmung mit dem der anderen Rosaceen. Die längsten Staubblätter werden nämlich dann den äussersten Kelchstaubblättern angehören, und was die Kronstaubblätter betrifft (*st. c.* in Fig. 1 A), so werden sie, wenn sie wirklich vorhanden sind, ganz wie bei anderen Rosaceen durch ein kleines Gefässbündel innerviert, das unterhalb der Gabelung des alternisepalen Hauptbündels entspringt; wollte man hingegen die Petalen von *Neviusia* als abortiert betrachten, so müsste man offenbar die fünf äussersten staubblattähnlichen Organe als Kronstaubblätter auffassen, und diese würden dann nicht nur mehr peripher als alle übrigen Androecealglieder stehen, sondern auch durch den mittleren Strang des alternisepalen Bündels innerviert werden, Verhältnisse die gar zu grosse Abweichungen von den übrigen Vertretern der Familie darstellen würden.

Schliesslich verdient auch folgender Umstand Erwähnung. In einer der zahlreichen untersuchten Blüten war eines der Kelchblätter sehr schwach entwickelt: seine Länge war auf  $\frac{2}{3}$ , die Breite auf  $\frac{1}{3}$  reduziert, und die an der einen Seite des Mittelnervs befindliche Hälfte, die sehr schmal war, besass dieselbe weisse Farbe wie die Staubblattfilamente und lief in einen Faden aus, der an der Spitze eine verkrüppelte Anthere trug. Die betreffende Blüte war augenscheinlich im Begriff sich in eine vierzählige umzubilden, in der Weise nämlich, dass das eine Kelchblatt, indem es zugleich zurückgebildet wurde, sich mit einem der äussersten staubblattähnlichen Organe vereinigte. In gewissen Fällen von Meiomerie (MURBECK, Über die Baumechanik etc., Lunds Univ. Årsskr. N. F. Afd. 2. Bd. 11. N:o 3, 1914) geht es oft so zu, dass ein Kelchblatt mit einem benachbarten Kronblatt verschmilzt. Vereinigung eines Kelchblattes mit einem wirklichen Staubblatt dürfte dagegen schwerlich zustande kommen können. Auch die angeführte Bildungsabweichung scheint also meine Auffassung zu bestätigen, dass die hier besprochenen Blattorgane von *Neviusia* staminisierte Kronblätter sind.

## 2. *Coleogyne* Torr.

Auch diese Gattung ist nordamerikanisch. Ihre einzige Art, *C. ramosissima* Torr., ist in den wüstenartigen Gegenden von Arizona, dem südlichen Californien und den südlichen Teilen von Utah und Colorado zuhause. — Ich habe Herbar-

material untersucht, das mir gütigst vom Muséum d'Histoire naturelle in Paris, dem Herbarium Haussknecht in Weimar und dem K. k. Naturhist. Hofmuseum in Wien zugesandt wurde.

Die vierzählig gebaute Blüte (Fig. 2.) besitzt ein napfförmiges, lederartiges Hypanthium, von dessen Rande vier ebenfalls lederartige und während der Anthese fast horizontal abstehende Kelchblätter, zwei äussere und zwei innere, ausgehen. Die innere Lamelle der Hypanthiumwand erhebt sich oberhalb der rundlich viereckigen Mündung desselben zu einem häutigen, konisch flaschenförmigen Gebilde, aus dessen röhrenförmigen Halse der Griffel des einzigen Pistills hervorragt. Das erwähnte Gebilde ist offenbar ein Gegenstück zu der schwach kuppelförmigen Diskusscheibe von *Rhodotypus*, mit welcher Gattung *Coleogyne* auch, den habituellen Verschiedenheiten zu Trotz, ohne Zweifel zunächst verwandt ist. Bei *Coleogyne* hat es jedoch eine extreme Entwicklung in Höhe erhalten und ist ausserdem, wie erwähnt, häutig, dürr und ganz ohne Nectarabsonderung. Seine innere Seite ist gleichwie die Innerwand des eigentlichen Hypanthiums dicht mit langen, aufwärtsgerichteten Pinselhaaren bekleidet. Kronblätter fehlen ganz und gar. In der Blüte finden sich 20—30 Staubblätter, von denen die meisten auf dem Bauchteil des flaschenförmigen Diskus, und

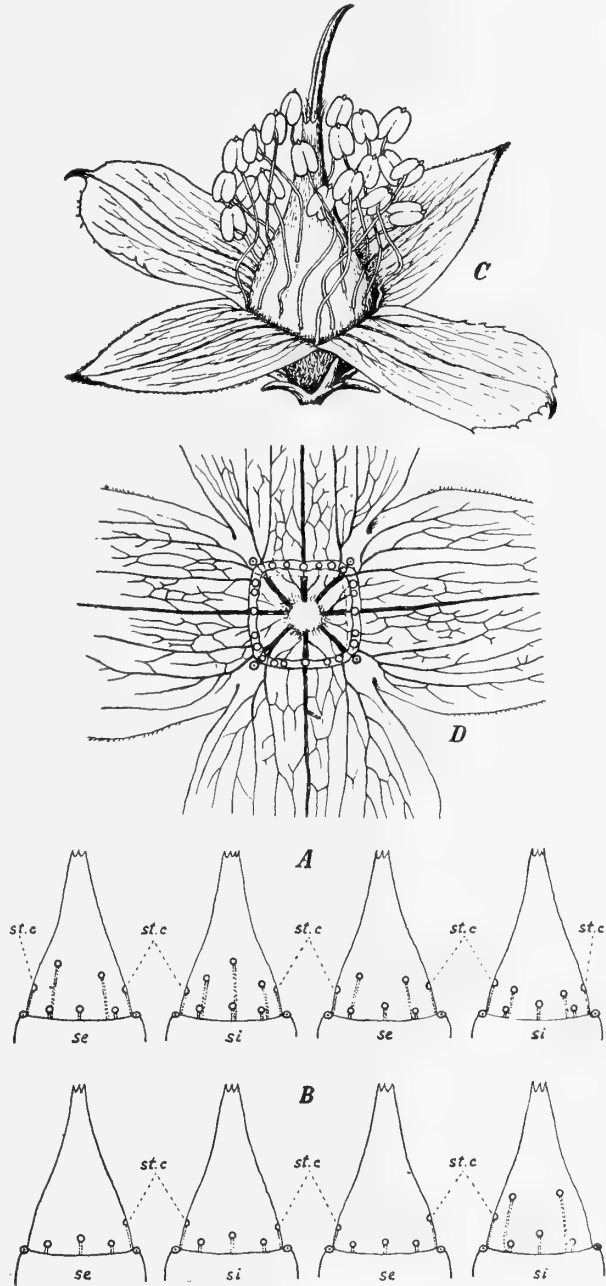


Fig. 2.

zwar auf recht verschiedener Höhe, inseriert sind. Die Filamente sind ziemlich lang, fein und schlaff; die Antheren sind dorsifix und verhältnismässig gross, bedeutende Pollenmengen enthaltend. Der von der Mitte des einen Randes des Ovarium aus-

gehende Griffel, der unten S-förmig gebogen und stark langhaarig ist, ist weiter hinauf rinnenförmig und der ganzen aus dem Diskushalse hervorragenden Partie entlang mit Narbenpapillen versehen. — Die Blüte ist augenscheinlich proterandrisch und zweifelsohne anemophil.

Von den Staubblättern nehmen die vier äussersten die Plätze ein, die den Insertionspunkten der Kronblätter entsprechen. Sie gehen nämlich von den alternisepalen Ecken der Kante des Hypanthiums aus. Schon hierdurch zeichnen sie sich den übrigen Androecealgliedern entgegen aus, indem diese ihre Ausgangspunkte an dem flaschenförmigen Diskus haben (siehe Figg. 2 A, B & D, wo die Insertionsflächen der vier ersterwähnten Staubblätter durch einen Punkt in der Mitte bezeichnet sind). Am Anfang der Anthese kann es zwar aussehen, als ob auch ein Teil der episepalen Staubblätter von dem Rande des Hypanthiums ausgingen, nachdem aber das interkaläre Wachstum, das während der ganzen Anthese in dem Basalteil des flaschenförmigen Organes stattfindet, zum Abschluss gelangt, sieht man deutlich, das auch die untersten episepalen Staubblätter ein Stück auf den Diskus hinauf verschoben sind, während hingegen die vier soeben erwähnten alternisepalen noch gegen die Fruchtreife ganz von demselben frei sind. — Dass diese letzteren wirklich mit den Kronblättern identisch sind, geht auch aus der Nervierung hervor. Das Klarlegen dieser ist wegen der Dicke und der lederartigen Konsistenz des Kelches und des Hypanthiums mit Schwierigkeit verbunden gewesen. Nachdem die Blüten durch Kochen aufgeweicht waren und darnach 4—5 Tage in Wasser gelegen hatten, liess sich jedoch die Epidermis der Unterseite leicht abschälen, und der grösste Teil des Parenchyms konnte mechanisch entfernt werden; nachdem das Material dann ein Paar Stunden in sehr schwacher Fuchsinlösung gelegen und Chloralhydrat zugesetzt worden war, trat die Gefässbündelverzweigung mit erwünschter Deutlichkeit hervor. Aus Fig. 2 D ist ersichtlich, dass die fraglichen Staubblätter in ganz derselben Weise innerviert werden wie die Kronblätter bei anderen Rosaceen, nämlich von dem kleinen Bündelstrang, der die Fortsetzung der alternisepalen Gefässbündelstämme des Hypanthiums darstellt und sich zwischen den beiden Gabelästen befindet, welche die Seitennerven zweier benachbarten Sepalen bilden.

Die Richtigkeit meiner Auffassung, dass die vier äussersten Staubblätter umgewandelte Petalen sind, wird auch durch die Anordnung der übrigen Staubblätter bestätigt. Aus Fig. 2, A & B, die den flaschenförmigen Diskus von der gegen die vier Sepalen gekehrten Seite in zwei verschiedenen Blüten darstellt, ist ersichtlich, wie, in Übereinstimmung mit der Mehrzahl von Rosaceen mit entsprechender Anzahl Androecealgliedern, innerhalb jedes Kelchblattes entweder eine 3- oder 5-zählige (selten eine 6-zählige) Staubblattgruppe steht, und dass die Anordnung innerhalb jeder solchen Gruppe ebenfalls dieselbe ist wie bei den mehr typisch entwickelten Rosaceenblüten, indem ein höher auf dem Diskus hinauf inseriertes Staubblatt offenbar einem mehr zentral oder weiter abwärts befindlichen entspricht. Die zu unterst inserierten episepalen Staubblätter haben ausserdem auch hier die längsten Filamente und übertreffen hierin auch die aussen vor dem Diskus stehenden falschen Androecealglieder. Die

wirklichen Kronenstaubblätter (*st. c.*), welche nicht selten ganz oder teilweise fehlen, haben ihre Insertionspunkte ein gutes Stück oberhalb der Basis des Kegels und befinden sich folglich, gleichwie bei anderen Rosaceen, weiter von der Peripherie entfernt als die äussersten episepalen Glieder.

Zu bemerken ist, teils dass eines der in Staubblätter umgewandelten Kronblätter in einer der 23 untersuchten Blüten fehlte, was jedoch damit im Zusammenhang stehen kann, dass das angrenzende äussere Kelchblatt hier verhältnismässig schwach entwickelt war, teils dass die Anordnung der wirklichen Androecealglieder nicht immer so regelmässig ist wie in den beiden abgebildeten Blüten, ein Verhältnis das doch sicherlich dadurch hervorgerufen wird, dass das interkaläre Wachstum in der Basalpartie des Diskus oft mehr oder weniger ungleichmässig ist.

### 3. *Cercocarpus* H. B. K.

Von dieser Gattung, deren Repräsentanten (10—20 meistens einander sehr nahe stehende Arten) im westlichen Nordamerika von Mexiko bis Washington zu Hause sind, habe ich folgende Spezies an Herbarmaterial untersucht: *C. macrophyllus* SCHNEID., *C. fothergilloides* H. B. K., *C. parvifolius* NUTT., SCHNEID., *C. paucidentatus* (WATS.) BRITT. und *C. ledifolius* NUTT.; an lebendem Material habe ich ausserdem in dem hiesigen botanischen Garten eine kleinere Anzahl Blüten von *C. betuloides* NUTT. studieren können.

Die Gattung *Cercocarpus*, die sich am nächsten an *Purshia* anzuschliessen scheint, zeichnet sich bekanntlich besonders dadurch aus, dass das Hypanthium, welches vor der Anthese oft kurz becherförmig ist (in Fig. 3 A [junge Blüte von *C. fothergilloides*] und Fig. 3 B [junge Blüte von *C. parvifolius*] ist es in seiner ganzen Länge dargestellt), gegen die Blütezeit schnell seine Form verändert, so dass die unterhalb der Befestigungspunkte der Staubblätter liegende Partie zu einer oft tiefen und schmalen Röhre ausgezogen wird, während die obere Partie einen breiten Trichter oder schliesslich eine horizontale Scheibe bildet, die auf ihrer Oberseite die Staubblätter trägt und am Rande unmerklich in die Kelchblätter übergeht, deren Spitzen oft zuletzt herabgebogen oder zurückgerollt sind (Fig. 3 C & D [ausgewachsene Blüten von *C. parvifolius*]). Nach der Befruchtung reisst die obere Partie durch einen horizontalen Einschnitt ab, während die untere als eine röhrenförmige Hülse um das Pistill stehen bleibt.

Kronblätter sind nie vorhanden. Das Androeceum besteht bei gewissen Arten aus nur 15—20, bei anderen aus 30—40 Staubblättern. Die im Knospenstadium ganz kurzen und ziemlich derben Filamente verlängern sich bei den meisten Arten während der Anthese zu schmalen, biegsamen Fäden, und die Antheren, die verhältnismässig gross, dorsifix und leicht beweglich sind, besitzen eine dünne Wand und ein sehr schmales Konnektiv, weshalb sie eine beträchtliche Menge Pollen enthalten; dieser ist staubartig und wird durch weit klaffende Antherenspalten ausgeleert.

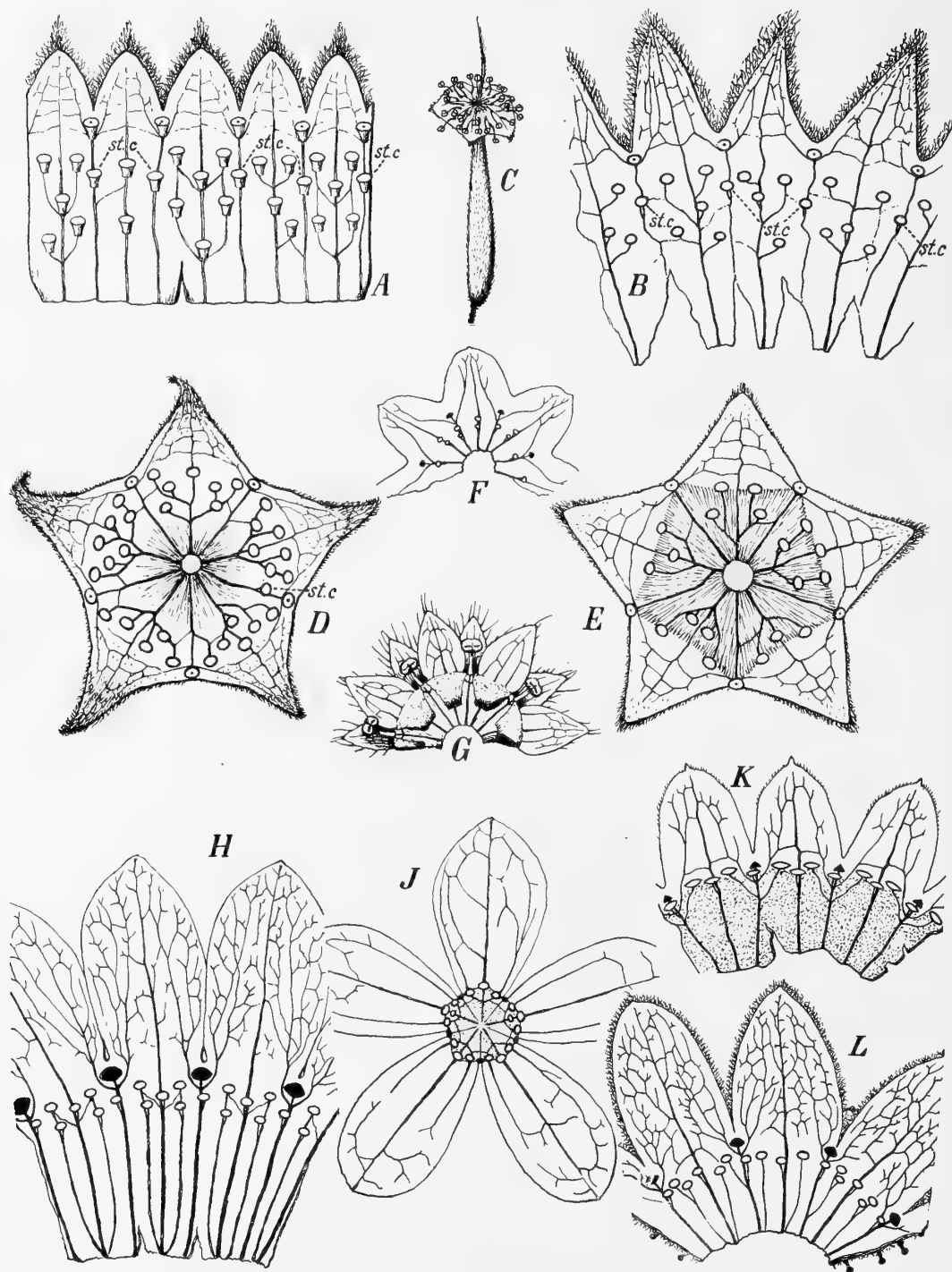


Fig. 3.

Der stark plumöse und gegen die Fruchtreife beträchtlich verlängerte Griffel ist der ganzen ungefähr 1 cm. messenden Partie entlang, die gegen Ende der Anthese aus der Röhre des Hypanthiums hervorrage, mit Narbenpapillen versehen. Die Blüte



ist offenbar proterandrisch, und ihre ganze Organisation zeigt, dass sie anemophil ist oder im Begriff steht, für Windbefruchtung angepasst zu werden.

Bei Untersuchung des Androeceums in einer noch nicht geöffneten Blüte (Fig. 3 A & B) findet man, dass fünf der Staubblätter, nämlich die, deren Schnittflächen durch einen Punkt in der Mitte bezeichnet sind, bedeutend höher hinauf inseriert stehen als die übrigen. In geöffneten Blüten, und besonders gegen Ende der Anthese, ist diese Verschiedenheit in der Insertionshöhe weniger scharf hervortretend (Fig. 3 D [*C. parvifolius*] und Fig. 3 E [*C. ledifolius*]), was jedoch nur von den bedeutenden Formveränderungen abhängt, welche die Saumpartie des Hypanthiums währenddessen unterworfen gewesen. Jedenfalls findet man, dass diese fünf Staubblätter nicht nur am weitesten gegen die Peripherie hinaus stehen, sondern auch dass sie sich in den Zwischenräumen der Sepalen befinden. Sie nehmen folglich den Platz ein, der sonst den Kronblättern zukommt. Dass sie wirklich mit diesen morphologisch identisch sind, ergibt sich unzweideutig aus dem Gefässbündelverlauf. Das Hypanthium wird von fünf episepalen Gefässbündeln durchzogen, die die Mittelnerven der Kelchblätter bilden, und von fünf alternisepalen, welche sich oben in drei Schenkel teilen, von welchen die lateralen die Seitennerven der Sepalen bilden, während der Mittelschenkel die fraglichen staubblattähnlichen Organe innerviert. Bei *Kerria* und *Rhodotypus* haben wir schon gesehen, wie dieser Nervschenkel in die Kronblätter hinaus läuft, und Fig. 3 L zeigt, dass dasselbe bei *Purshia* der Fall ist, die allgemein als eine der mit *Cercocarpus* am nächsten verwandten Gattungen aufgefasst wird. Auch bei anderen Rosaceen tritt derselbe Schenkel stets in die mit Schwarz bezeichnete Insertionsfläche ein, d. h. in die Petalen, wie aus Fig. 3 F (*Filipendula kamtschatica*), Fig. 3 G (*Alchemilla capensis*), Fig. 3 H (*Cerasus Avium*), Fig. 3 J (*Hagenia abyssinica*), Fig. 3 K (*Stephanandra Tanakae*) hervorgeht.

Auch bei *Cercocarpus* muss also das Fehlen der Kronblätter nicht auf Abort derselben, sondern darauf zurückzuführen sein, dass sie in Staubblätter umgewandelt worden sind. Die Richtigkeit hiervon wird auch durch das Verhalten des wirklichen Androeceums bestätigt: die längsten Staubblätter sind die äussersten in den episepalen Gruppen, und wenn die Kronstaubblätter (*st. c.*) vorhanden sind, wie überall in Figg. 3 A & B und rechts in Fig. 3 D, so werden sie gleichwie bei anderen Rosaceen durch einen kleinen Gefässstrang innerviert, der ein beträchtliches Stück unterhalb der oben erwähnten Trifurcation ausgeht.

Zu bemerken ist, dass bei mehreren *Cercocarpus*-Arten sich in der Blüte eine starke Tendenz zur Pleiomerie geltend macht, so dass die typische 5-Zahl oft gegen 6 oder 7 vertauscht ist, oder so dass die Blüte Übergang zwischen 5- und 6-Zähligkeit aufweist u. s. w. Wenn sich eine Blüte auf einer solchen Übergangsstufe befindet, scheint ihr Bau nicht auf allen Punkten in voller Übereinstimmung mit den oben gelieferten Angaben zu stehen: falls episepale Pleiomerie vorliegt (MURBECK, 1914) und ein Kelchblatt nebst dem dazu gehörenden Mittelnerv also unvollständig in zwei gespalten ist, so kann es eintreffen, dass das staubblattähnliche Kronblatt, welches sich zwischen den beiden neuen Sepalen vorfinden sollte, noch nicht zur

Entwicklung gelangt, und wenn dagegen die Pleiomerie alternisepal ist, so sind in dem erweiterten Zwischenraum zwischen zwei Kelchblättern oft zwei zu Staubblättern verwandelte Kronblätter zu finden, indem eine Zweiteilung des normal vorhandenen eingetreten ist. Solche Abweichungen sind aber eine gesetzmässige Folge der erwähnten Umgestaltungen in den Zahlenverhältnissen der Blüte und schränken selbstverständlich nicht im geringsten die Beweiskraft des bereits angeführten ein.

---

## II. Andere Fälle von staminaler Pseudapetalie und Angaben darüber.

Hier führe ich teils einige von mir selbst gemachte Beobachtungen an, teils solche hierher gehörende Litteraturangaben, die ich in PENZIG's Pflanzenteratologie (Bd. I, Genua 1890; Bd. II, ibid. 1894) angeführt gefunden. Die in einer unzähligen Menge von Zeitschriften zerstreute teratologische Litteratur aus der Zeit nach dem Erscheinen des erwähnten Sammelwerkes zu durchmustern, habe ich als eine im Verhältnis zu dem zu erwartenden Gewinn gar zu zeitraubende Arbeit angesehen.

### **Monocotyledoneae.**

#### **Colchicum autumnale L.**

In Nuovo Giorn. bot. Ital., Vol. XXII, p. 80—83 (Firenze 1890) erwähnt G. CUBONI, dass er unter 2000 untersuchten Blüten aus der Gegend des Lago Maggiore eine kleinere Anzahl, wie es scheint 5 oder 6, gefunden hat, wo 1 oder 2 der 6 Perianthblätter mehr oder weniger vollständig zu Staubblättern umgewandelt waren. — Da in diesen Blüten das Androeceum vollzählig war, scheint kein Zweifel darüber möglich, dass die Anomalie wirklich in der Staminisation von Perianthblättern bestand. Aus der Beschreibung geht nicht mit Gewissheit hervor, ob die Metamorphose ausschliesslich Blättern des inneren Perianthkreises galt, was jedoch als höchst wahrscheinlich anzusehen ist, da in jeder Blüte nur 1 oder 2 Blätter umgebildet waren.

#### **Asphodelus ramosus L.**

Nach MOQUIN-TANDON (Pfl.-Terat. p. 206, übersetzt von J. C. SCHAUER [Berlin 1842]) soll A. DE JUSSIEU bei dieser Pflanze Umwandlung der Perianthblätter in Stamina<sup>1</sup> beobachtet haben. — Aus der Angabe geht nicht hervor, wie weit die Me-

<sup>1</sup> Da keine Angabe über die Beschaffenheit des Androeceums geliefert wird, liegt keine Garantie dafür vor, dass die Anomalie wirklich in der Staminisation von Perianthblättern bestand, und die Angabe kann deshalb nicht als ganz zuverlässlich gelten.

tamorphose fortgeschritten war, und auch nicht, ob sie sich auf Blätter des inneren Perianthkreises beschränkte.

### **Hemerocallis flava L.**

Nach PENZIG (Pfl.-Terat., II, p. 403) hat CH. FERMOND (Essai de Phytomorphie, II, p. 387 [Paris 1884]) bei dieser Pflanze Blüten gesehen, "in welchen die Perianthblätter in Stamina verwandelt waren"<sup>1</sup>. — Aus der Angabe lässt sich nicht mit Bestimmtheit schliessen, ob die Metamorphose auch Blätter des äusseren Perianthkreises betroffen.

### **Gagea arvensis (PERS.) DUM.**

In Flora, Jahrg. XXXI, p. 353—368 (Regensburg 1846) hat PH. WIRTGEN eine grosse Menge von Anomalien bei dieser Pflanze beschrieben und in zahlreichen Fällen auch verschiedene Stufen der Umwandlung von Perianthblättern in Staubblätter beobachtet (p. 357 & 365). Da aber die Darstellung nicht genügende Auskunft über gewisse für die hier vorliegende Frage wichtige Einzelheiten gibt (so wird z. B. in den Beschreibungen kein Unterschied zwischen äusseren und inneren Perigonblättern gemacht), so habe ich selbst eine Untersuchung an dem Material vorgenommen, das mir zur Verfügung stand.

Dieses bestand aus etwa 200 Blüten, und in nicht weniger als 19 von diesen kamen Blattorgane vor, die als ein Mittelding zwischen Perianth- und Staubblättern zu bezeichnen waren. In 9 dieser Blüten waren jedoch die intermediären Blattgebilde dadurch zustande gekommen, dass die Blüte im Begriff war, sich in eine  $3\frac{1}{2}$ -<sup>2</sup> oder 4-zählige umzubilden. Dabei geht es nämlich oft so zu, dass eines der Staubblätter sich in zwei oder drei teilt, wobei sich eines der Teilungsprodukte mehr oder weniger vollständig in ein überzähliges inneres Perigonblatt umbildet. Die in diesen Blüten vorsichgegangene Metamorphose bestand also in Petalisation von Staubblättern und kann aus dem Grunde in diesem Zusammenhang kein Interesse beanspruchen. Zu bemerken ist nur, dass sie meistens in den zuerst entwickelten und kräftigsten Blüten der Inflorescenzen vorkam.

Die 10 übrigen Blüten, welche alle ein aus 3 + 3 Staubblättern bestehendes Androeceum besaßen, boten dagegen Beispiele für Petalisation von Staubblättern dar. Hierbei ist in erster Reihe hervorzuheben, dass die Metamorphose in sämtlichen Fällen nur inneren Perianthblättern galt; eine Andeutung von Staminodie der Blätter des äusseren Hüllkreises wurde niemals beobachtet. In zwei dieser Blüten stand die Metamorphose wahrscheinlich in Verbindung mit Veränderung des Blütenplanes in einen  $2\frac{1}{2}$ -<sup>3</sup> oder 2-zähligen und hing also davon ab, dass ein inne-

<sup>1</sup> Siehe Anm. 1 S. 15.

<sup>2</sup> Blüten mit 7 Perigonblättern und 7 innenvor diesen befindlichen Staubblättern sind recht häufig.

<sup>3</sup> Man trifft zuweilen Blüten mit 5 Perigonblättern und 5 innerhalb dieser befindlichen Staubblättern an.

res Perigonblatt in Begriff stand zu verschwinden. In den übrigen liess sich keine direkte Ursache der Staminodie aufweisen; doch ist hervorzuheben, dass zwei dieser Blüten von verhältnismässig schwachen Individuen stammten, und dass zwei andere den in den betreffenden Blütenständen zuletzt entwickelten angehörten. — In 5 der hier in Frage kommenden 10 Blüten war bloss eines der inneren Perianthblätter umgewandelt, in 4 war es mit zwei von ihnen der Fall, und in der fünften zeigten alle drei Blätter des inneren Hüllkreises (siehe Fig. 4, *a–c*) Andeutung von Staminodie: wie aus der Figur ersichtlich, kam Antherenbildung am einen Rande von allen dreien vor, und zwei von ihnen zeigten auch Anfänge der Dreilappigkeit, die sich fast immer bei etwas weiter vorgeschrittener Metamorphose wiederfinden lässt (Fig. 4, *d*). Wenn die Umbildung noch weiter gelangt, ist der Terminallappen stark verkürzt, und die Seitenlappen, die stets der Peripherie der Blüte zugekehrt sind (in Fig. 4, *d* ist der eine Lappen auf die innere Seite der Anthere gelegt, damit seine Form hervortreten soll), bilden dann zwei immer schwächere Auswüchse von der Aussenseite der Anthere. Unwandlung in ganz typische Staubblätter (ein solches ist in Fig. 4, *e* abgebildet) wurde an dem mir zugänglichen Material nicht beobachtet.

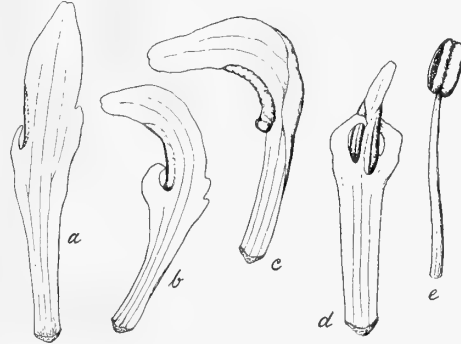


Fig. 4.

#### *Tulipa Gesneriana* L.

Nach PENZIG (Pfl.-Terat., II, p. 423) gibt CH. FERMOND in seiner Essai de Phytomorphie, II, p. 387, an, "Umbildung der Perianthblätter in Stamina"<sup>1</sup> konstatiert zu haben. — Ob sich die Metamorphose auch auf äussere Perigonblätter erstreckte, geht nicht aus der betreffenden Angabe hervor.

#### *Ornithogalum narbonnense* L.

Nach PENZIG (l. c., II, p. 413) hat J. CAMUS (Rendiconti d. Soc. d. Naturalisti di Modena, Ser. III, Vol. II, p. 8, 1884 & Vol. III, p. 10, 1886) von dieser Pflanze Blüten angetroffen, "in denen die drei Petala je in drei Lappen getheilt waren, von denen der mittlere eine Anthere trug"<sup>1</sup>. — Die fraglichen Blattorgane dürften somit hier etwa dieselbe Gestalt gehabt haben wie das in Fig. 4, *d* abgebildete innere Perigonblatt von *Gagea*.

#### *Hyacinthus orientalis* L.

In seiner "Essai de Tératologie taxinomique" [Mém. de l'Acad. d. sc. de Toulouse, 7:e sér. T. III, p. 55—136 (Toul. 1871)] erwähnt D. CLOS (p. 69) eine Hya-

<sup>1</sup> Da keine Angabe über die Beschaffenheit des Androeceums geliefert wird, liegt keine Garantie dafür vor, dass die Anomalie wirklich in Staminisation von Perigonblättern bestand, und die Angabe ist deshalb nicht als ganz zuverlässig zu betrachten.

cinthblüte, bei der eines der sechs Perigonblätter in ein Staubblatt umgewandelt war<sup>1</sup>. — Dass dieses metamorphosierte Perigonblatt eines der drei inneren war, geht aus der Angabe hervor, dass es "opposée à la plus développée des extérieures" war.

### ***Yucca canaliculata* BAK.**

In Pfl.-Terat. II, p. 404, führt PENZIG folgendes an: "Im Botanischen Garten zu Genua beobachtete ich in sehr zahlreichen Blüten die Umwandlung der Petala in Stamina. Wenn die Metamorphose vollständig war, zeigten sich die entsprechenden epipetalen Stamina steril, zu Staminodien umgebildet". — Da die epipetalen Staubblätter vorhanden waren, liegt hier offenbar ein unzweifelhafter Fall von Staminodie der inneren Hüllblätter vor. Die Angabe, dass bei vollständiger Metamorphose die betreffenden Staubblätter steril waren, deutet darauf hin, dass die fraglichen Blüten schwach entwickelt waren und dass die Umwandlung der Hüllblätter damit in Verbindung stand.

### ***Galanthus nivalis* L.**

In seiner Abhandlung »Blütenbildungen beim Schneeglöckchen« (Biblioth. Bot., H. 21, Cassel 1890) erwähnt O. STENZEL, p. 35 & 45, dass er in 13 verschiedenen Blüten eines der inneren Perigonblätter mehr oder weniger in ein Staubblatt umgewandelt gefunden. — Aus den Figg. 103—105 (Taf. III) zu schliessen, scheint wenigstens in einer dieser Blüten wirkliche Staminodie eines Perigonblattes vorzuliegen. Nach PENZIG (Pfl.-Terat., II, p. 390) ist diese Metamorphose auch von FR-LARSZKY (Termész. Fütez., XIII, 1890) beobachtet worden.

### ***Narcissus*.**

M. T. MASTERS gibt [Veget. Teratol., p. 301 (London 1869)] an, zuweilen Antherenbildung an der Paracorolla von *N. incomparabilis* CURT. und *N. poeticus* L. gefunden zu haben, und bei *N. montanus* KER. hat er oft Blüten gesehen, deren Paracorolla in Segmente zerteilt war, welche sämtlich eine voll entwickelte Anthere an ihrer Spitze trugen [SEEMAN'S Journ. of Bot., Vol. I, p. 340 (1863); Vol. III, p. 107 (1865)].

In Bull. of the Torrey Bot. Club, Vol. VIII, p. 60 (New York 1881) erwähnt HOLLICK ein kultiviertes Exemplar von *N. poeticus*, »in which most of the petals were rolled up and tipped with an imperfect anther«. — Die Angabe »most of the petals« deutet jedoch darauf hin, dass es hier von einem Individuum mit gefüllten Blüten die Rede sein kann; sonst müssten offenbar auch äussere Perigonblätter von der erwähnten Metamorphose betroffen worden sein, wovon jedoch bisher kein Beispiel bekannt ist.

<sup>1</sup> Siehe Anm. 1 S. 17.

**Crocus sativus L.**

Nach PENZIG (l. c., II, p. 383) hat P. DUCHARTRE (Journ. Soc. d'Hortic. de Fr., 3:e sér., I, p. 171—180, 1879) Blüten dieser Pflanze beschrieben, in welchen die drei inneren Perianthblätter mehr oder minder in Antheren verwandelt waren<sup>1</sup>. — Über die Beschaffenheit des Androeceums teilt PENZIG nichts mit; der Originalaufsatz ist mir nicht zugänglich gewesen.

**Iris Pseudacorus L.**

In Transact. & Proceed. of the Bot. Soc. of Edinburgh, Vol. XIV. Part. III, p. 364 (1883) äussert sich A. DICKSON folgendermassen: »In a specimen gathered recently at an excursion to Longmiddy the outer perianth segments were normal; but of the inner ones only two were normal, whilst the third one was nearly completely metamorphosed into a stamen with distinctly formed filament and anther containing pollen, the extremity of the anther ending in a petaloid expansion. And in each of the three unopened flowers of the same inflorescence there was, in like manner, a fourth stamen of somewhat smaller size than the three normal ones, and similarly taking the place of a segment of the inner perianth».

**Cattleya, Dendrobium, Phajus, Phalaenopsis, Trichopilia, Zygopetalum.**

In Bull. Soc. Bot. de France, XXXVII, p. 150—153 (Paris 1890) beschreibt P. DUCHARTRE vier Blüten von *Cattleya Lawrenceana* Hort., in welchen die zwei paarigen Petalen, oder eines von ihnen, entweder der einen Kante oder der Mittellinie entlang, mit dem Gynostemium verwachsen waren, wobei in drei der Blüten die in solcher Weise adhaerenten Petalen am einen Rande mit einem pollenführenden Antherenfach versehen waren. Anfang von Antherenbildung war auch an einem adhaerenten Petalum in einer Blüte von *C. speciosissima* Hort. vorhanden, und in dieser Blüte war, ebenso wie auch in einer der Blüten von *C. Lawrenceana*, das andere paarige Kronblatt ganz abortiert.

In Verh. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandbg., XXIV, Jahrg. 1882, p. 115—119, Taf. III (Berlin 1883) hat P. MAGNUS eine sehr wertvolle Serie hierher gehöriger Beobachtungen veröffentlicht. Er hebt als eine unter den Orchideen häufige Erscheinung hervor, dass eines oder die beiden paarigen Petala mit einem Rande oder einer Längsleiste an das Gynostemium angewachsen sind, und dass in solchen Fällen sehr häufig eine mehr oder minder fortgeschrittene Antherenbildung dicht über der

<sup>1</sup> In diesen Blüten zeigten die Sepalen die sonderbare Anomalie, dass sie »in narbenähnliche Gebilde ausgingen«. Stigmatöse Gebilde scheinen jedoch bei der Gattung *Crocus* an sämtlichen Blattorganen der Pflanze auftreten zu können; so erwähnt PENZIG (l. c.), dass von *C. sativus* eine Monstrosität angetroffen wurde, bei welcher die Spitzen der Laubblätter die orangerote Farbe und Struktur der Stigmata hatten [siehe auch L. LUTZ in Bull. Soc. Bot. France, T. 44, p. 95—98, Pl. IV (Paris 1897)].

Anwachsung stattfindet. Meistens ist es das in der Knospenlage innere dieser Petalen, welches mit seinem medianen Rande in erwähnter Weise an dem Gynostemium adhaeriert. Eine solche marginale und mit Antherenbildung verbundene Verwachsung ist von MAGNUS beobachtet bei *Dendrobium Pierardi* ROXB., *Phalaenopsis grandiflora* LINDL. (siehe MAGNUS, l. c., Fig. 2) und *Ph. Schilleriana* REHB. f., *Phajus grandifolius* LOUR. und schliesslich *Cattleya Loddigesii* LINDL. und *C. Lindigii* Hort. (s. MAGNUS, l. c., Fig. 5). Anwachsung des inneren der paarigen Petala mit einem Längsstreifen seiner Oberfläche wurde mit Antherenbildung beobachtet an *Phalaenopsis grandiflora* LINDL. und *Trichopilia suavis* LINDL. — Die Verwachsung wird von MAGNUS als eine Folge von gesteigertem Druck der Sepalen in der jungen Blütenknospe aufgefasst, was er dadurch bestätigt findet, dass die beiden Sepala, die das adhaerente Petalum decken, sehr oft mehr oder weniger hoch hinauf mit einander vereint sind.

Weiter hat MAGNUS bei *Phajus Wallichii* LINDL., und zwar mehrmals, gefunden, dass ein inneres Petalum, welches von zwei hoch hinauf vereinten Sepalen gedeckt war, sich vollständig in eine an dem Gynostemium befestigte Anthere umgewandelt (MAGNUS, l. c., Fig. 3, B & B'), und dasselbe hat er auch bei *Cattleya Forbesii* LINDL. beobachtet. — In entsprechender Weise verhielt sich in einzelnen Fällen das Labellum von *Zygopetalum Mackayi* Hook. und *Cattleya Forbesii*, indem dieses, wenn die paarigen Sepalen verwachsen waren, auf das Gynostemium hinaufgerückt war und sich da zu einer Anthere ausgestaltet hatte.

Schliesslich hat MAGNUS gefunden, dass die Verwachsung zweier Sepalen vollständigen Abort des zwischen ihnen befindlichen Kronblattes mit sich führen kann. In einzelnen Blüten von *Cattleya Forbesii* und *C. Lindigii* (MAGN. l. c., Fig. 4) fehlte also eines der paarigen Petala, und dasselbe unter ähnlichen Verhältnissen mit dem Labellum der Fall sein kann, ist bei verschiedenen Gattungen beobachtet worden (siehe DAMMER, Pfl.-Terat., p. 115 & 454, und PENZIG, Pfl.-Terat., II, p. 347). In einer Blüte von *Phajus Wallichii*, wo alle drei Sepalen mehr oder minder hoch hinauf verwachsen waren, fehlten beide die paarigen Petalen (MAGN. l. c., Fig. 3, A & A').

Wie oben erwähnt, hat MAGNUS die Ansicht ausgesprochen, der gesteigerte Druck zweier mit einander verwachsenen Sepalen sei die Ursache der Verwachsung des Kronblattes mit dem Gynostemium; diese Lageveränderung sollte wiederum den Anlass zur Antherenbildung am Petalum bez. dessen vollständiger Umwandlung in eine Anthere geben.

Meiner Meinung nach ist jedoch die Sache etwas anders zu betrachten: die Verwachsung zweier Sepalen, welche eine Äusserung der Tendenz einer dreizähligen Blüte in eine zweizählige überzugehen ist, muss den Gesetzen der epipetalen Meiose zufolge (siehe MURBECK, Über die Baumechanik etc.) mit Reduktion oder Abort des zwischen diesen Sepalen befindlichen Kronblattes verbunden sein. — Die Reduktion äussert sich in der partiellen oder totalen Umbildung des Kronblattes in ein Staubblatt, welches der Natur der Orchideenstaubblätter gemäss mit dem weib-



lichen Organ verwächst. Das gänzliche Verschwinden des Kronblattes ist als die Schlusstufe dieses Umwandlungsprozesses aufzufassen. — Die letzterwähnte Blüte von *Phajus Wallichii*, wo die drei verwachsenen Sepalen nach einer Seite und das Labellum nach der entgegengesetzten kehren, stellt eines der wenigen bekannten Beispiele der Entwicklung einer Blüte in der Richtung von Monomerie dar.

### **Maxillaria Deppei Lodd.**

In einer Arbeit unter dem Titel »Monstruosités végétales» [Nouv. mém. de la Soc. Helv. d. sc. nat., Bd. V (1841)] beschreibt ALPH. DE CANDOLLE (p. 17—22, Tab. 7) eine Blüte von *M. Deppei*, in der das unpaarige Kelchblatt fast seiner ganzen Länge nach mit einem der paarigen verwachsen war; die beiden paarigen Kronblätter fehlten ganz und gar; statt dessen trug das Gynostemium ausser der normalen Anthere zwei andere, welche nach ihrer Lage den fehlenden Petalen entsprachen. — DE CANDOLLE fasst die überzähligen Antheren als dem inneren, den Petalen opponierten Staubblattkreise angehörig auf und erklärt das Auftreten dieser sonst unterdrückten Staubblätter folgendermassen: »L'absence des pétales favorise le développement des étamines qui leur sont opposées, ou, si l'on veut, le développement des étamines absorbe la nourriture destinée aux pétales et cause leur avortement». Die Annahme einer solchen »compensation d'organe» streitet aber ganz gegen die Gesetze, welche bei anomomeren Veränderungen in der Blüte zum Ausdruck kommen, und es ist nicht dem geringsten Zweifel unterworfen, dass die hier vorliegende Anomalie in derselben Weise zu deuten ist wie die Bildungsabweichungen bei den soeben besprochenen Orchideengattungen: Im Zusammenhang mit der fast vollständigen Verwachsung zweier Sepalen ist das zwischen ihnen befindliche Kronblatt reduziert und in ein Staubblatt umgebildet worden, welches auf das Gynostemium hinaufgerückt. In gleicher Weise hat sich indessen auch das andere paarige Kronblatt verhalten, und die Erklärung davon geht unzweideutig aus DE CANDOLLE's Figg. 1, 2 & 4 hervor, welche zeigen, dass Verwachsung auch zwischen den beiden ausserhalb dieses Kronblattes befindlichen Sepalen stattgefunden; die Vereinigung erstreckt sich jedoch hier nur auf etwa  $\frac{1}{10}$  der Länge der Sepalen, und in Übereinstimmung hiermit ist auch die Staminisation des betreffenden Kronblattes weniger vollständig: die Anthere ist offen und blattähnlich abgeflacht, und die eine Theca ist nur durch eine gelbliche Auftreibung am einen Blattrande angedeutet.

### **Orchis Morio L.**

In Flora, VIII, p. 736 (Regensburg 1835) hat MARTIUS eine von SCHREBER gemachte Beobachtung publiziert, nach welcher in einer übrigens normal gebauten Blüte von *Orchis Morio* die beiden lateralen inneren Hüllblätter durch zwei überzählige Antheren ersetzt waren. In den beiden übrigen Blüten desselben Individuums scheinen, nach der kurzen Beschreibung zu urteilen, die betreffenden Hüll-

blätter dieselbe Metamorphose, wenn auch auf weniger vorgeschrittener Stufe, gezeigt zu haben. — Die Angabe, dass das betreffende Individuum nur dreiblütig und also schwach entwickelt war, deutet darauf hin, dass die Metamorphose hierdurch veranlasst war.

### Ophrys.

In A.-J. GUILLEMIN's Archives de Bot., T. II, p. 310—315, pl. 16, Fig. 1 & 2 (Paris 1833) liefert H. WYDLER Beschreibung und Abbildung eines Exemplares von *O. aranifera* HUDS., dessen beide untersten Blüten sich folgendermassen verhielten: die äusseren Perianthblätter waren untereinander bis zur Mitte vereint, aber sonst ganz normal ausgebildet. Labellum war vorhanden, aber schwach entwickelt. Die beiden lateralen inneren Perianthblätter fehlten; statt dessen trug aber das Gynostemium drei fertile, dithecische Antheren, von denen die zwei überzähligen betreffs ihrer Stellung den beiden fehlenden inneren Perianthblättern entsprachen. — Dass sie tatsächlich durch Staminisation der letzteren entstanden, scheint mir aus dem Grunde unzweifelhaft, dass in einer dritten Blüte eine solche überzählige, und zwar monothecische Anthere von der inneren Seite einer corollinischen Lamina ausging, welche WYDLER selbst als eines der lateralen inneren Perianthblätter auffasst. In der letzterwähnten Blüte war also ein Kronblatt bloss zur Hälfte staminisiert. — Etwas weiter fortgeschritten war diese letztere Metamorphose in einem von W. G. SMITH beschriebenen Falle [SEEMAN's Journ. of Bot., Vol. IV, p. 168, Pl. 47, Fig. 5 (1866)].

In SEEMAN's Journ. of Bot. Vol. V. p. 317—318, Pl. 72 (1867) hat J. F. MOGGRIDGE ebenfalls verschiedene Grade von Staminisation eines lateralen inneren Perianthblattes bei der erwähnten Art abgebildet und beschrieben, und nach MASTERS (Veg. Terat., p. 398) hat MOGGRIDGE auch Blüten angetroffen, wo eines oder zwei der inneren Perianthblätter, oder sogar alle drei vollständig fehlten, welches unzweifelhaft die Schlussphase des erwähnten Umwandlungsprozesses repräsentiert.

In Compt. rend. Acad. d. sc. de Paris, 1890, T. CX, I, 1, p. 480, hat L. TRABUT ein Exemplar der Hybride *Ophrys Scolopax* CAV.  $\times$  *tenthredinifera* WILLD. beschrieben, bei dem die beiden paarigen Petalen in typische Staubblätter umgewandelt waren. — Antherenbildung an den paarigen inneren Perianthblättern ist auch bei der von W. ZIMMERMANN (Mitteil. d. Bayer. Ges. z. Erforsch. d. heim. Flora, III, p. 390 [1917]) als neue Art beschriebenen *O. Fuchsii* beobachtet worden.

### Neottia.

In A.-J. GUILLEMIN's Archives de Bot., T. II, p. 119 (Paris 1833) gibt R. BROWN an, dass er in mehr als einem Falle, z. B. bei *Neottia picta* SIMS, die paarigen Petalen in Staubblätter umgewandelt gefunden, und dass das Labellum zugleich eine deutliche Tendenz zu derselben Metamorphose zeigte.

**Dicotyledoneae.****Agrostemma Githago L.**

In den Verh. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandbg., Jahrg. XIX, p. 101—103 (Sitzber. v. 27. Juli 1877) erwähnt C. MÜLLER, dass er an einem in der Nähe von Weissensee bei Berlin eingesammelten Exemplar dieser Pflanze eine Blüte angetroffen, in der bloss zwei Kronblätter normal entwickelt waren, während die drei übrigen mehr oder minder in Staubblätter verwandelt waren. Der Verf. hebt hervor, dass die beiden voll entwickelten Kronblätter die Blätter 1 und 2 in einer  $\frac{2}{5}$  Spirale repräsentierten; das Blatt 3 »war einem Kronblatt noch ziemlich ähnlich«; das Blatt 4, welches seinen Platz zwischen 1 und 2 hatte, besass hingegen oben ein Anhängsel, das ganz einem Antherenfach glich, und dieser antherenähnliche Teil »sass der Seite des Fadens an, welche in der Richtung der fortschreitenden Spirale liegt, also dem Blatte 2 zugewandt«; das Blatt 5 schliesslich »hatte fast vollständig die Gestalt eines Staubblattes angenommen«. — In einer kurzen Besprechung dieser Bildungsabweichung sagt der Verf., dass sie ein Beispiel dafür liefert, dass »morphologisch tieferstehende Gebilde, hier die Blumenkronblätter, allmählig in höherstehende Organe, in dem vorliegenden Falle in Staubblätter, übergehen«. Ganz ohne Zweifel handelt es sich doch hier im Gegenteil von einer zurückschreitenden Metamorphose (die übrigens ganz genau der genetischen Kronblattspirale von oben nach unten folgt), also um eine Reduktionserscheinung, was noch ferner durch die Angabe des Verf. bestätigt wird, dass die fragliche Blüte nur die fünf episepalen Staubblätter besass; der epipetale Staubblattkreis, der oft den Caryophyllaceen mit vereinfachtem Blütenbau abgeht, war also unterdrückt.

**Myosurus minimus L.**

An spontanem Material aus der Gegend von Lund, welches zum überwiegenden Teil aus kleingewachsenen Individuen bestand, habe ich 100 Blüten untersucht. Bloss in 16 von diesen war die Anzahl der Kronblätter normal, d. h. fünf. In 4 Blüten bildete eines der Kronblätter einen deutlichen Übergang zu einem Staubblatte, und in 20 anderen war eines von ihnen als ein typisches Staubblatt ausgebildet; in 4 Blüten war ein Petalum völlig in ein Staubblatt verwandelt, während ein zweites Übergang dazu zeigte; in 45 Blüten waren zwei Kronblätter als typische Staubblätter ausgebildet, und in 8 Blüten war dies mit drei von ihnen der Fall; schliesslich fand sich in einer Blüte nur ein einziges Kronblatt vor, indem drei die Gestalt typischer Stamina besaßen und das fünfte ganz fehlte. In der letzterwähnten Blüte fand sich, gleichwie in etwa 10 anderen, gar nichts mehr von dem eigentlichen Androeceum vor, und die Zahl der Karpiden war hier auf ungefähr ein Dutzend reduziert.

Aus dem Erwähnten geht hervor, dass Staminisation von Kronblättern bei der betreffenden Pflanze eine sehr häufige Erscheinung ist. Die in 8 verschiedenen

Blüten beobachteten Zwischenstufen zeigen, dass die Metamorphose in der Weise verläuft, dass in erster Reihe die Honiggrube verschwindet, wobei zugleich der Winkel, den die Spreite gegen den Nagel bildet, schwächer wird; dann wird die Spreite etwas breiter und mehr antherenähnlich, und in ihren etwas verdickten Randpartien fangen immer grössere Mengen von Pollen an aufzutreten.

Es verdient hervorgehoben zu werden, dass die Kronblätter, die sich in Staubblätter umbilden, stets eine solche gegenseitige Stellung einnehmen, dass sie als die obersten Blätter der  $\frac{2}{5}$  Spirale, welche die Krone durchläuft, aufzufassen sind, und dass in der obenerwähnten, am stärksten vereinfachten Blüte das einzige normale Kronblatt unzweifelhaft das unterste war, das gänzlich abortierte hingegen das oberste. Die in extremen Fällen zum Abort gesteigerten Reduktionen in der Blütenkrone — denn dass auch die Umwandlung der Petalen in Staubblätter eine Reduktionserscheinung ist, geht daraus schon hervor, dass sie sich am stärksten bei kümmerlichen Individuen und in den zuletzt entwickelten Blüten geltend macht — scheinen also mit grosser Regelmässigkeit von oben nach unten fortzuschreiten<sup>1</sup>.

### *Ranunculus auricomus* L. und *R. cassubicus* L.

Zahlreiche Floristen heben hervor, dass in den Blüten von *R. auricomus* einzelne oder sämtliche Kronblätter oft verkümmert oder ganz abortiert sind. Schon WYDLER (Flora, 1859, p. 266) hat jedoch beobachtet, dass solche unvollkommen ausgebildete Petalen durch Antherenbildung u. s. w. im Übergange zu Staubblättern stehen, und aus einer Untersuchung, die ich an einem reichlichen Material aus dem südlichen Schweden vorgenommen, hat es sich ergeben, nicht bloss dass Übergänge zwischen Kron- und Staubblättern äusserst häufig sind, sondern auch dass das Fehlen der Kronblätter nur scheinbar ist, indem es keineswegs auf deren Abort beruht, sondern darauf dass sie die Gestalt von Staubblättern angenommen haben.

Wie aus nebenstehender Fig. 5 hervorgeht, wo *a* ein normales Kronblatt, *v* ein typisches Staubblatt darstellt, wird der Staminisationsprozess dadurch eingeleitet, dass sich die Spreite des Kronblattes vermindert, während zugleich die sogen. Honigschuppe anwächst und gewöhnlich zwei Lappen bildet, deren Aussenränder ein Stück hinauf mit den Laminarrändern vereint sind (ihrer Mittellinie entlang können die Lappen noch weiter hinauf mit der Lamina des Kronblattes vereint sein). Schon auf der Stufe, die Fig. 5, *e—g*, entspricht, konstatiert man gewöhnlich Antherenbildung in den Rändern der Basalpartie, und zwar unmittelbar unterhalb der Punkte, wo sich die erwähnten Lappen von der eigentlichen Spreite getrennt (die Pollen-

<sup>1</sup> Unter dem untersuchten Material fanden sich im übrigen zwei Blüten, die sich folgendermassen verhielten: In der einen, welche 5 Kelchblätter und 5 Petala besass, zeigte eines der letzteren Anfang zur sepaloiden Ausbildung (die eine Hälfte war kelchähnlich aber ohne Spornbildung, die andere war mit einer Honiggrube auf gewöhnlicher Höhe versehen). In der anderen Blüte fanden sich 6 Kronblätter, von denen zwei dicht neben einander im Zwischenraum zwischen zwei der fünf Sepala standen.

fächer sind in sämtlichen Figuren ganz schwarz gezeichnet). — Bei etwas weiter vorgeschrittener Metamorphose (Figg. *h—o*) zeigt sich die Lamina noch mehr verkleinert, und die beiden Lappen der Honigschuppe sind gewöhnlich zu einer einheitlichen Platte zusammengeflossen, welche mehr oder minder weit hinauf der Spreite

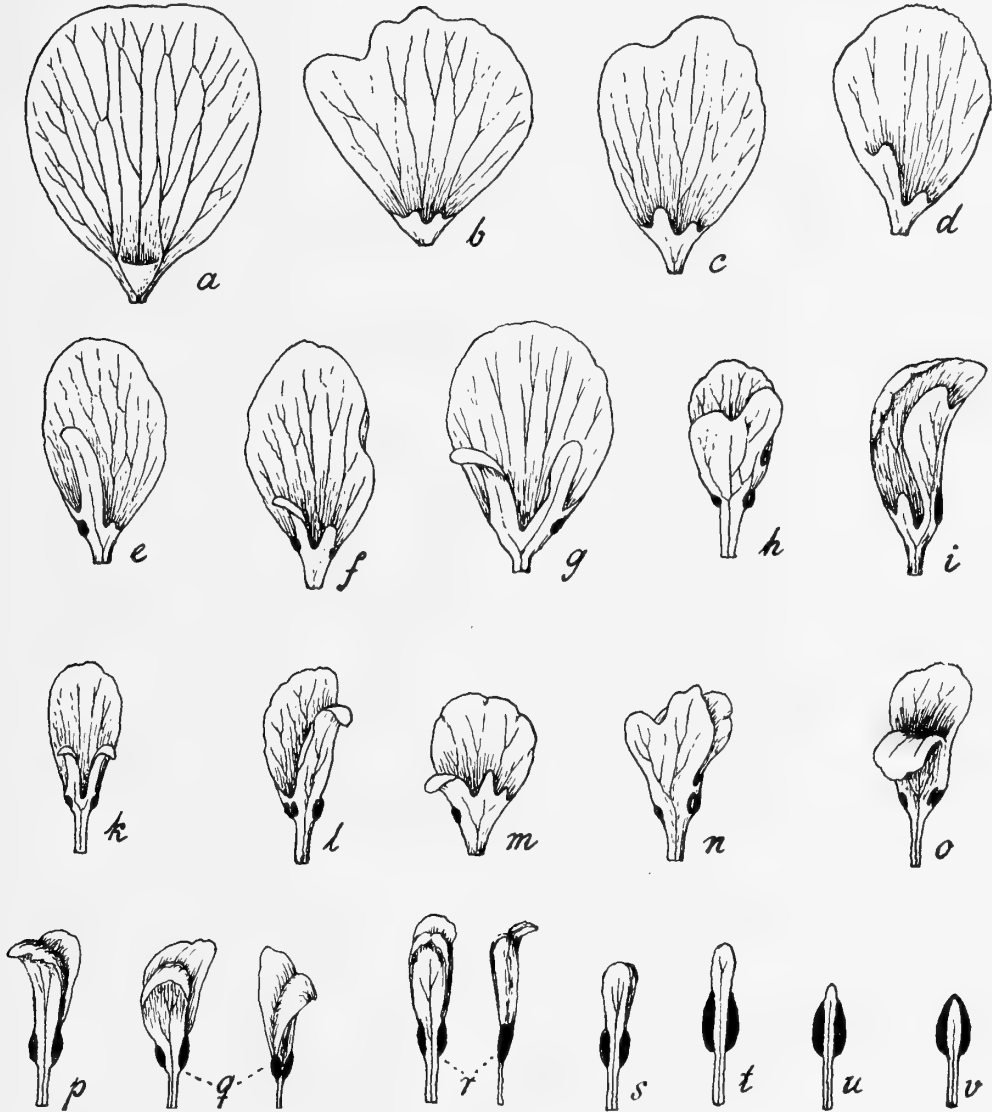


Fig. 5.

angewachsen ist. Das Organ ist nun einem doppelspreitigen Blatt in hohem Grade ähnlich, und zwar auch dadurch dass die beiden lackierten Flächen gegen einander, die matten hingegen nach aussen gekehrt sind; zugleich zeigt es aber eine schlagende Ähnlichkeit mit den Nectarien bei *Eranthis* und *Helleborus*, besonders wenn die beiden Platten, wie es zuweilen eintrifft, nicht ihrem Mittelnerv entlang verwachsen

sind, sondern hier einen röhrenförmigen Kanal zwischen sich lassen. Pollenfächer sind jedoch nun regelmässig in den Rändern vorhanden. Dieses Stadium des Staminisationsprozesses entspricht den »verkümmerten» Kronblättern, welche die Floristen erwähnen. — In noch weiter vorgeschrittenen Stadien ( $p-u$ ) wird der Basalteil des Organes filamentähnlich, die Thecae verlängern sich, und die beiden Platten, die an ihren Berührungsflächen immer vollständiger mit einander verwachsen, bilden zuletzt eine einheitliche spatelförmige Partie, welche wie ein terminaler Anhang des Konnektivs aussieht. Schliesslich verschwindet dieses Anhängsel ganz, und das Organ zeigt dann die Gestalt eines typischen Staubblattes ( $v$ ). — Schon auf den Entwicklungsstufen, welche den Figg.  $k-r$  entsprechen, sind meistens die in erwähnter Weise metamorphosierten Kronblätter von den eigentlichen Androecealgliedern verdeckt, so dass es bei flüchtigem Betrachten aussieht, als ob sie fehlten. Selbst bei vollständiger Staminisation lässt sich jedoch leicht konstatieren, dass kein Abort vorliegt, indem ein Staubblatt mit verhältnismässig kurzem Filament den Platz des betreffenden Kronblattes einnimmt.

In der Regel bilden die Kronblätter eine Fortsetzung der Kelchblattspirale, so dass Pet. 1 im Intervall zwischen Sep. 1 und Sep. 3, Pet. 5 im Intervall zwischen Sep. 2 und Sep. 5 steht. Zugleich ist die Staminisation gewöhnlich bei den obersten Blättern der Kronenspirale am meisten, bei den untersten am schwächsten ausgeprägt. Bei einer grösseren Anzahl von Blüten, wo wenigstens ein Kronblatt mehr oder minder metamorphosiert war, wurde also vollständige Staminisation des Pet. 5 in 47 Fällen, des Pet. 4 in 31, des Pet. 1 dagegen bloss in 7 Fällen beobachtet; an demselben Material wurde festgestellt, dass die unveränderten Kronblätter repräsentierten: Pet. 1 in 81 Fällen, Pet. 2 in 68, Pet. 3 in 53, Pet. 4 in 33, und Pet. 5 nur in 23 Fällen. Da es also die innersten und schwächsten Petalen sind, die in erster Reihe von der Staminisation betroffen werden, scheint sich die Metamorphose als eine Hemmungserscheinung auffassen zu lassen.

Die Staminisierung der Kronblätter ist bei *R. auricomus* eine so häufige Erscheinung, dass man sich des Eindrucks nicht wehren kann, dass diese Blattorgane nichts anderes sind als in kronblattähnliche Nectarien umgebildete Androecealglieder, welche, wenn sie in ihrer Ausbildung gehemmt werden, die Gestalt von Staminalblättern beibehalten. Natürlich folgt hieraus, dass auch bei den übrigen *Ranunculus*-Arten die sogenannten Kronblätter nichts als petalisierte Stamina sind, wie auch dass deren Kelch der farbigen Hülle bei *Anemone* entspricht, ein Ergebnis, zu dem man übrigens auch auf rein komparativem Wege gelangt. Bei manchen *Ranunculus*-Arten sind ja tatsächlich die Sepalen mehr oder weniger corollinisch, stark goldgelb z. B. bei dem »apetalen» *R. cassubicus* L., weiss bei dem südamerikanischen *R. apiifolius* PERS.

Nach KOCH (Synopsis, 1837) und zahlreichen anderen Floristen sollten es hauptsächlich die am frühzeitigsten entwickelten Blüten von *R. auricomus* sein, bei welchen die Kronblätter in ihrer Ausbildung gehemmt werden. Nach anderen Verfassern sollte die Erscheinung durch die chemische Beschaffenheit des Untergrundes bedingt

sein (LETOURNEUX in Bull. Soc. Bot. Fr. VIII, p. 124), bez. durch den Feuchtigkeitsgrad des Standortes (ROCHEBRUNE, l. c., IX, p. 282). Nach allem zu urteilen ist jedoch die Erscheinung nicht durch äussere Verhältnisse hervorgerufen, sondern dürfte vielmehr als eine in der Art innewohnende Eigenschaft aufgefasst werden.

Dieselbe Neigung zur Staminisierung der Kronblätter zeigt auch *R. cassubicus* L., indem er sich innerhalb verschiedener Teile seines Verbreitungsgebietes ungefähr in gleicher Weise wie *R. auricomus* verhält. Sehr oft ist er scheinbar ganz apetal, indem sämtliche Petala in der Gestalt von Staubblättern auftreten, welche sich nur durch das etwas kürzere und breitere Filament von den übrigen Androecealgliedern unterscheiden lassen; besonders an solchem Material sind die Kelchblätter, wie oben erwähnt, goldgelb. — Bei *R. cassubicus* kommen aber nicht nur Übergänge zwischen Kron- und Staubblättern, sondern auch zwischen Kron- und Kelchblättern, sowie zwischen Staubblättern und Pistillen vor. Sowohl Staubblätter als Pistille können sogar direkt in Sepalen übergehen. Dies tritt recht oft bei dem im botanischen Garten zu Lund gezogenen Material ein. Typische Kronblätter fehlen hier ganz und gar. An ihrer Stelle trifft man entweder Staubblätter oder recht oft Übergänge zwischen Staubblättern und Pistillen, oder selbst typische Pistille, auf die dann zahlreiche normale Staubblätter (mitunter auch einzelne Übergänge zu Pistillen) folgen, und schliesslich das gewöhnliche Gynoeceum. In vielen Blüten kommen jedoch 1 oder 2 überzählige Sepala vor, und eine Untersuchung hat an der Hand gegeben, dass diese durch Sepalisierung der alternisepalen Staubblätter oder Pistillen, die bei der Gattung *Ranunculus* in normalen Fällen die Gestalt von Kronblättern haben, entstanden sind. Bei *R. cassubicus* sind also sämtliche Blattkategorien der Blüte sehr schwach fixiert.

### **Litsaea spp.**

In den Verh. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandbg., XXX, p. 26, erwähnt C. MEZ, dass, nach einer von NEES v. ESENBECK herstammenden und später von verschiedenen Verfassern wiederholten Angabe, Umbildung der Perianthkreise in Stamina bei manchen Arten der Gattung *Litsaea* vorkommen sollte. MEZ bemerkt jedoch hierzu, dass er vergebens gesucht, bei den von ihm untersuchten amerikanischen Formen diese Abweichung wiederzufinden.

### **Macleaya und Bocconia.**

Diese beiden Gattungen, welche zwei bez. fünf Arten umfassen, weichen bekanntlich von den übrigen Papaveraceen teils dadurch ab, dass sie zur Anemophilie übergegangen sind, teils auch dadurch, dass ihnen die Blumenkrone zu fehlen scheint. In meinen »Untersuchungen über den Blütenbau der Papaveraceen« [K. Svenska Vet.-Akad. Handl., Bd. 50, N:r 1 (1912)] habe ich jedoch gezeigt (p. 78

—79, 84), dass die Apetalie nur scheinbar ist: die Abwesenheit von Kronblättern beruht nämlich nicht auf dem Abort derselben, sondern darauf dass sie konstant in der Gestalt von Staubblättern auftreten. Diese Gattungen verhalten sich also genau in derselben Weise wie die drei Rosaceengattungen *Neviusia*, *Coleogyne* und *Cercocarpus*. — Zur wirklichen Apetalie kommt es nur bei Hungerformen mit äusserst vereinfachtem Blütenbau. Solche Hungerformen lassen sich von *Bocconia frutescens* L. leicht herstellen, und bei ihnen findet man, dass, wenn die beiden medianen Staubblattgruppen verschwunden, auch die beiden vor ihnen inserierten Quasi-Staubblätter (d. h. die beiden inneren Kronblätter) abortieren können, sowie dass, wenn das Androeceum ganz weggefallen, auch jene Quasi-Stamina, welche die zwei äusseren Petalen repräsentieren, ganz verschwinden können (l. c., p. 87—90, Taf. 21 & 22).

### Papaver und Roemeria.

Bei geringer Nahrungszufuhr treten bekanntlich die einjährigen *Papaver*-Arten in Zwergindividuen mit stark vereinfachtem Blütenbau auf. In meiner oben zitierten Arbeit habe ich speziell in bezug auf *P. Rhoeas* L., *P. Argemone* L. und *P. hybridum* L. gezeigt, dass sich die Reduktion nicht nur auf das Androeceum erstreckt, welches oligandrisch wird und zuletzt ganz verschwinden kann, sondern auch auf die Krone, die in extremen Fällen ebenfalls gänzlich abortieren kann. Den Abort der Krone betreffend ist jedoch zu bemerken, dass dieser nicht direkt eintritt, sondern regelmässig in der Weise, dass die Petalen, nachdem sie sich zu einem gewissen Grade verkleinert, anfangen in Staubblätter überzugehen; erst wenn diese Umwandlung durchgeführt ist, tritt bei fortgesetzter Reduktion wirklicher Abort dieser Blattoorgane ein. In der erwähnten Arbeit habe ich eine ausführliche und von zahlreichen Figuren begleitete Darstellung des Verlaufs dieses Reduktionsprozesses geliefert, wie er bei angestellten Kulturversuchen teils mit den erwähnten *Papaver*-Arten, teils mit *Roemeria hybrida* L. (l. c. p. 37 & 38, 47—49, Taf. 10—14) hervorgetreten. Besonders durch die Hungerkulturen, die von *Papaver Rhoeas*, *P. hybridum* und *Roemeria hybrida* aufgezogen wurden, ist es zur vollen Evidenz dargelegt, dass die Staminisierung der Kronblätter hier eine auf einer gewissen Reduktionsstufe regelmässig eintretende Erscheinung ist.

### Glaucium, Sanguinaria, Argemone, Meconella, Platystemon.

Betreffs *Glaucium corniculatum* CURT., *Argemone mexicana* L., *Meconella californica* TORR. und *Platystemon californicus* BENTH. habe ich ebenfalls konstatiert (l. c., p. 53 & 54, 92, 102, 109), dass bei Individuen, die in engen Töpfen mit magerer Erde kultiviert werden und die infolge hiervon einen so stark vereinfachten Blütenbau erhalten, dass auch ein Teil der Petalen im Begriff sind zurückgebildet zu werden, diese letzteren vor ihrem Verschwinden regelmässig einen Staminisierungsprozess



durchlaufen. Da jedoch von diesen Arten keine ausgeprägten Hungerkulturen angeordnet wurden, erstreckte sich die erwähnte Metamorphose bloss auf die inneren Kronblätter. — Dieselbe Umwandlung habe ich auch an spontanem Material von *Meconella oregana* NUTT. und *M. denticulata* GREENE (l. c. p. 102) beobachtet, und bei einer Blüte von jener Art war auch eines der äusseren Petalen in ein typisches Staubblatt umgewandelt. Was *Sanguinaria* betrifft, wo die inneren Petalen in der Regel in 2—4 von einander ganz getrennte Segmente zerteilt sind, habe ich beobachtet, dass auch ein solches Segment zuweilen mehr oder weniger vollständig in ein Staubblatt umgebildet sein kann (l. c., p. 70, Fig. 23, b—d).

### *Capsella Bursa pastoris* (L.) MED.

Dass diese Art zuweilen in einer Form mit apetalen und decandrischen Blüten auftritt, ist lange bekannt gewesen. Die betreffende Form wurde zuerst von OPIZ (Flora, 1821, p. 436) erwähnt, der sie an zahlreichen Stellen in der Gegend von Prag angetroffen, und der, da er sie samenbeständig gefunden, sie als besondere Spezies unter dem Namen *C. apetala* aufstellte. OPIZ hebt die Möglichkeit hervor, dass die Decandrie auf Umwandlung der Kronblätter in Staubblätter beruhen kann, da ihm aber kein Beispiel einer solchen Metamorphose bekannt war, lässt er die Frage hiervon offen; nach langem Suchen hatte er zwar einige spontane Exemplare angetroffen, bei welchen in einigen Blüten einzelne überzählige Staubblätter durch Kronblätter ersetzt waren, er meinte aber, dass sich dies sehr wohl als eine Metamorphose in entgegengesetzter Richtung deuten liesse, nämlich als Petalisation gewisser Staubblätter einer normal decandrischen und apetalen Art. TRATTINICK hingegen (Flora 1821, p. 723), der gleichzeitig die Form massenweise in der Umgebung von Wien auftretend gefunden und dabei oft Blüten angetroffen, wo die vier überzähligen Staubblätter ein Mittelding zwischen Kron- und Staubblättern darstellten, betrachtete es infolgedessen als offenbar, dass die Form dadurch zustande gekommen, »dass die vier Blumenblätter in Staubfäden degenerirten«. In derselben Richtung spricht sich WIEGMANN (Flora 1823, p. 297) aus, der nach Samenaussaat zwar eine Anzahl decandrischer Individuen, überwiegend aber normale *C. Bursa pastoris* erhalten, sowie auch A.-P. DE CANDOLLE [Organographie végét., I, p. 497; II, pl. 42 Fig. 3 (1827)], der auch die Form als »permanente par les graines« erklärt, zugleich aber sie als ein erstes Beispiel der Umwandlung von Kronblättern in Staubblätter anführt. — Gegen diese Auffassung ist von MOQUIN-TANDON (Pfl.-Terat., übersetzt von SCHAUER, p. 335 (1842)) Einspruch gemacht worden, der statt dessen ansieht, dass die Decandrie durch Dreiteilung der zwei äusseren Staubblätter hervorgerufen ist, und dass das Fehlen der Blütenkrone auf Abort beruht. Dass MOQUIN's Ansicht, der sich MASTERS anschliesst [Veg. Terat., p. 361 (1869)], und die sich darauf gründet, dass in der von DE CANDOLLE mitgeteilten Figur alle zehn Staubblätter in einer Ebene zu stehen scheinen, im Übrigen aber auf losen Annahmen und Spekulationen ruht, ganz unhaltbar ist, ist schon aus OPIZ' und TRAT-

TINNICK'S Beobachtungen ersichtlich, welche offenbar den beiden erwähnten Tera-  
tologen unbekannt gewesen sind. Indessen habe ich eine erneuerte Untersuchung  
als nötig erachtet.

Das mir zur Verfügung stehende Material bestand aus 7 Individuen aus  
Schweden (davon 5 aus Sköfde, leg. HÜLPHERS; 2 aus Norrköping, leg. HOLMBERG),  
1 aus Deutschland (Weidenweg bei Berlin, leg. SCHEPPIG), 2 aus Böhmen (Prag,  
leg. OPIZ; Bohem. or., leg. FLEISCHER) und 1 aus Nordamerika (South Dakota,  
Deadwood, leg. CARR). An diesen Individuen ist, aus einer oder mehreren Inflo-  
rescenzen, eine Anzahl von aufeinander folgenden Blüten (gewöhnlich 15—25) zur  
Untersuchung herausgenommen worden.

Bei zwei der Individuen aus Sköfde waren die Blüten mit der normalen Anzahl  
Staubblätter und meistens auch mit Kronblättern ausgerüstet, von denen jedoch  
sehr oft 1—3 fehlten; zuweilen waren alle vier Petalen fehlgeschlagen. An diesen  
Individuen untersuchte ich zusammen 144 Blüten. In 22 von diesen zeigte eines

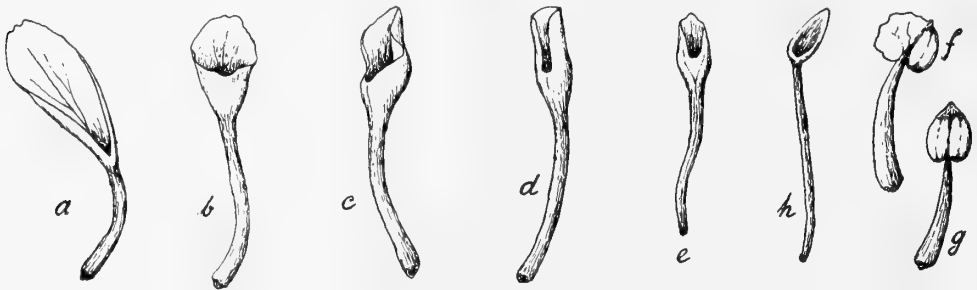


Fig. 6.

oder zuweilen zwei Petalen eine Gestalt, die mehr oder weniger von der normalen  
abwich. Der Nagel war lang und filamentähnlich, die Spreite kurz und entweder  
löffel- oder kahnförmig ausgehöhlt, indem sich die Ränder nach oben und innen ge-  
bogen (Fig. 6, *a*), oder noch öfter tuten- oder becherförmig, indem die Ränder mehr  
oder weniger weit hinauf verwachsen waren (Fig. 6, *b—e*). Wenn die Mündung  
des Bechers eng war, hatte das Organ grosse äussere Ähnlichkeit mit einem Staub-  
blatt; Pollenbildung wurde aber nie beobachtet. Dass aber diese eigentümlichen  
Blattformen doch Übergangsstufen in der Umwandlung der Kronblätter in Staub-  
blätter repräsentieren, scheint besonders aus dem Grunde unzweifelhaft, dass in  
einer Blüte, die drei normale Kronblätter besass, das vierte durch ein kurzes Staub-  
blatt ersetzt war, dessen Anthere der Kürze der Thecae zufolge etwas zugespitzt  
und mit vier zwar leeren aber vollkommen deutlich unterscheidbaren Pollenfächern  
versehen war (Fig. 6, *g*).

Zwei andere Individuen (Prag, l. OPIZ; Sköfde, l. HÜLPHERS), an denen 25,  
bez. 26 Blüten untersucht wurden, hatten konstant vier überzählige Staubblätter,  
gerade an den Stellen inseriert, welche die Kronblätter hätten normalerweise einneh-  
men sollen; solche fehlten nämlich vollständig. Die betreffenden Staubblätter waren  
stets bedeutend, auf einer gewissen Entwicklungsstufe sogar doppelt kürzer als

die sechs anderen und mit einer kleineren, meist etwas zugespitzten Anthere versehen. In den obersten Blüten der Inflorescenz zeigten sie eine immer schwächere Ausbildung, so dass zuletzt kein Pollen in den Antherenfächern vorhanden war.

Zwei andere Individuen aus Sköfde stimmten mit den beiden letzterwähnten durch das Vorhandensein von Staubblättern am Platz der Kronblätter überein. Dieser Staubblattkreis war aber hier meistens unvollständig. In den 62 untersuchten Blüten verhielt er sich folgendermassen. In 5 Blüten war er vollzählig, aber in drei von diesen waren eines oder zwei Staubblätter ohne Pollen oder ganz ohne Anthere; in einer vierten Blüte war das eine Staubblatt wie in Fig. 6, *f* ausgebildet, d. h. die eine Theca zeigte petaloide Ausbildung. In 10 Blüten bestand der Kreis aus drei Staubblättern, und in fünf dieser Blüten waren eines oder zwei der betreffenden Staubblätter mehr oder weniger rudimentär. In 10 anderen Blüten war der Kreis durch bloss zwei Staubblätter vertreten, von denen eines oder beide oft steril oder rudimentär waren. In 22 Blüten bestand er bloss aus einem einzigen Staubblatt, das ausserdem in der halben Anzahl Fälle mehr oder weniger rudimentär war<sup>1</sup>, und in den übrigen 15 Blüten fehlte der betreffende Blattkreis vollständig, indem auf den Kelch unmittelbar das normale Androeceum folgte. — Bei diesen beiden Individuen wurde also fortschreitender Abort eines Blattkreises konstatiert, dessen Glieder als Staubblätter entwickelt waren, aber den Platz der Petalen einnahmen.

Die fünf übrigen Individuen (Norrköping, Berlin, Bohem. or., S. Dakota) stimmten mit einander darin überein, dass meistens eines oder mehrere Kronblätter fehlten, in verschiedenen Blüten (besonders der Pflanzen aus Norrköping) sogar alle vier, sowie darin, dass überzählige Staubblätter nie vorkamen. Die Petala zeigten also Tendenz zum Abortieren ohne vorher in Staubblätter umgewandelt zu werden. Zu bemerken ist bloss, dass am Berliner-Exemplar eine der 19 untersuchten Blüten eines der vorhandenen zwei Kronblätter als eine sehr schmale, fast röhrenförmige Tute ausgebildet hatte.

Aus dem Angeführten geht hervor, dass bei der decandrischen Form von *Capsella Bursa pastoris* die vier überzähligen Staubblätter mit voller Gewissheit als umgewandelte Petala zu bezeichnen sind, dass bei gewissen Individuen alle vier in sämtlichen Blüten vorhanden sind, aber dass sie auch in solchem Falle stets schwächer sind als die eigentlichen Androecealglieder, in den obersten Blüten meist auch ohne Pollen, dass hingegen bei anderen Individuen einige von ihnen oder alle steril oder rudimentär sind oder selbst in den unteren Blüten der Inflorescenz ganz fehlen, und dass folglich die Umwandlung der Petalen in Staubblätter sich als eine Entwicklungsstufe eines Reduktionsprozesses auffassen lässt, der zum vollständigen Abort der betreffenden Organe führt. Zu bemerken ist hierbei, dass die Angaben über die vollständige, bez. partielle Samenkonstanz der decandrischen Form auf

<sup>1</sup> In einer dieser Blüten war das sterile Staubblatt ein Mittelding zwischen einem Staub- und Kronblatt (Fig. 6, *h*).

eine gewisse Neigung zur Fixierung des betreffenden Stadiums hindeutet, was von Interesse ist mit Rücksicht auf die Verhältnisse bei gewissen Papaveraceen und Rosaceen (*Macleaya*, *Bocconia*, *Neviusia*, *Cercocarpus*, *Coleogyne*, *Alchemilla* sect. *Eualchemilla*), wo die Fixierung dieses Stadiums vollständig geworden ist. — Aus dem Angeführten geht jedoch zugleich hervor, dass Apetalie auch durch direkten Abort der Kronblätter zustande kommen kann, oder jedenfalls so, dass diese vor ihrem Verschwinden nur die in Fig. 6, *a—e* abgebildeten Übergangsstufen passieren. Dies ist beachtenswert wegen der Ähnlichkeit teils mit dem Verhältnis innerhalb *Alchemilla* sect. *Aphanes* & *Fockella*, teils mit gewissen in der Regel apetalen Cruciferen, z. B. *Lepidium apetalum* WILLD., *densiflorum* SCHRAD. und *ruderales* L., wo die Kronblätter nicht vor ihrem Verschwinden die Gestalt von Staubblättern anzunehmen scheinen. Diesen direkten Abort der Petalen als einen Beweis gegen die Herstammung der Krone von männlichen Sexualblättern anzusehen, wäre mit Rücksicht auf die Weise, in der sich teils die Eualchemillen, teils die decandrische *Capsella*-Form verhalten, offenbar voreilig.

### *Cardamine pratensis* L.

Im Botan. Centralblatt, Bd. VI (1881), p. 243—45 erwähnt F. HILDEBRAND, dass er »bei Freiburg i. B. in einem schattigen Graben des Mooswaldes ein mit mehreren Blütenständen versehenes Exemplar der *Cardamine pratensis* gefunden, deren sämtliche Blüten 10 Staubgefäße hatten, was — — — dadurch hervor gebracht war, dass an Stelle der Blumenblätter Staubgefäße auftraten«. Im übrigen waren die Blüten normal gebaut, und in den untersten hatte die Fruchtbildung schon begonnen. — In Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. XXIII, p. 297 (1910) teilt HILDEBRAND mit, dass ein aus diesem Individuum durch vegetative Vermehrung erhaltenes Exemplar, welches er im J. 1908 ins freie Land gesetzt hatte (bis dahin war die Pflanze immer in Töpfen kultiviert worden), Anfang April 1909 mehrere sehr stark verzweigte Blütenstände mit vollständig normalen Blüten entwickelte; etwas später traten auch 6 schwächere Blütenstände auf, welche nur die abnormen Blüten zeigten. Der Verf. hebt hervor, dass der nach Verlauf von 28 Jahren erfolgte Rückschlag zur normalen Pflanze »aller Wahrscheinlichkeit nach infolge der veränderten Kulturweise und des Bietens von mehr reichlicher Nahrung eingetreten war«.

### *Saxifraga*.

In der Botan. Zeitung 1856, p. 481, erwähnt ROEPER in einem Artikel unter der Rubrik »*Saxifraga granulata apetalia decapentandra*«, dass in der Umgebung von Schwerin mehrere Exemplare von *S. granulata* L. gefunden worden sind, »an welchen die Kronblätter als solche gänzlich fehlten, während sie in gewandelter Gestalt (als vollständig ausgebildete, den normal vorhandenen Staubgefäßen durchaus

gleichende Organe) diejenige Stelle einnehmen, welche ihnen von Rechtswegen gebührte». — P. MAGNUS [Verh. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandbg., XIX. Jahrg., Sitzber. p. 100 (1877)] hat später die gleiche Form auf dem Paelitzwerder im Paarsteiner See, gleichfalls in zahlreichen Exemplaren, beobachtet. Er sagt hierüber u. A.: »An vielen Stöcken hatten sämtliche Blüten statt der Petala ausgebildete Stamina. An anderen Stöcken trugen die Blüten häufig statt der Blumenblätter Übergangsformen derselben zu Staubblättern in mehr oder minder vorgeschrittener Metamorphose. Oft waren die Blüten solcher Stöcke nicht gleich ausgebildet, und zeigte es sich dann mehrmals deutlich, dass die Blüten der früheren Axen mehr blumenblattartig ausgebildete Petala trugen, als die Blüten der sich später entwickelnden Axen, sodass an der später entfalteten Blüte die Petala in höherem Grade in Stamina metamorphosirt sind.»

Die gleiche Anomalie von *Saxifraga decipiens* EHRH. wird von MAGNUS (l. c.) für den Harz erwähnt.

In Bull. Torrey Bot. Club, XIV, p. 122—125 (1887) beschreibt E. STERNs eine *Saxifraga virginensis* MICHX. var. *pentadecandra*, die er in einem Dutzend Exemplaren auf Manhattan Island, N. Y., gefunden. Auch bei dieser Form waren die Kronblätter in Stamina umgewandelt, welche ausserdem bei der Mehrzahl der gefundenen Individuen steril und mehr oder minder verkrüppelt waren. Bei zwei der Individuen zeigte etwa die halbe Anzahl der Blüten Tendenz zu wirklicher Apetalie, indem ein Teil der Staubblätter, welche Kronblätter repräsentierten, ganz und gar fehlten. Wirkliche Petalen, oder Übergänge zu solchen, wurden dagegen nie beobachtet. Die Mehrzahl der Individuen war zwerghaft: »decidedly below the average of the normal form, the slender scapes being only two or four inches high». — Der Verf. sagt, dass sich die Form höchst wahrscheinlich durch Samen vermehrt.

Zu erwähnen ist hier auch die Bemerkung WARMING's [Structure & biol. of Arct. flowering plants, I (Meddel. om Grönland, Vol. XXXVI, p. 233, 1909)] bezüglich der sogen. »cryptopetalen» Formen einiger arktischen *Saxifraga*-Arten, z. B. *S. cernua*, *groenlandica*, *stellaris*: »In some cases the petals at the same time that they were becoming small, were in the act of developing anthers at their apices».

### Comarum, Potentilla, Aremonia.

In meiner Arbeit »Über die Baumechanik« etc. [Lunds Univ. Årsskr., N. F. Afd. 3. Bd. 11. No. 3 (1914)] habe ich betreffs *Comarum palustre* L. gezeigt, dass, wenn bei epipetaler Meiomerie ein Kronblatt eliminiert werden soll, dies keineswegs immer durch gewöhnlichen Abort geschieht, sondern statt dessen oft in der Weise, dass das Kronblatt vor seinem Verschwinden in ein Staubblatt umgewandelt wird (l. c., p. 19, Taf. 5, Fig. 75 u. s. w.); dieses kann später verschwinden, indem es mit einem der wirklichen Androecealglieder verschmilzt. — Auch unter anderen Verhältnissen, wie in den letzten und am schwächsten entwickelten Blüten der In-

florescenzen, kann es vorkommen, dass einzelne Kronblätter vor ihrem Verschwinden in typische Staubblätter umgewandelt werden (l. c., p. 7).

Bei *Potentilla supina* L. habe ich in einer Blüte, deren Androeceum den für diese Art typischen Bau (3 Staubblätter innerhalb jedes Kelchblattes und 1 mitten vor jedem Kronblatt) besass, das eine Kronblatt in ein Staubblatt umgebildet gefunden, dessen Konnektiv jedoch oberhalb der Thecae in eine schmale corollinische Lamina auslief.

In einer Blüte von *Aremonia agrimonoides* (L.) NECK., wo das Androeceum nur aus 5 episepalen Glieder bestand, war eines der Kronblätter in ein typisches Staubblatt umgewandelt. — Gleichwie bei *Potentilla supina* war die Umwandlung höchst wahrscheinlich in einer Tendenz der betreffenden Blüte, zur Vierzähligkeit überzugehen begründet.

Es dürfte nicht aus dem Wege sein, hier ein Verhältnis hervorzuheben, welches einem nicht selten innerhalb der Familie *Rosaceae* begegnet, recht oft z. B. bei den Arten der Gattung *Agrimonia*, und welches darin besteht, dass einzelne Kronblätter am einen Rande mit einer mehr oder minder wohlentwickelten Anthere ausgerüstet sind. Solche Kronblätter sind, wenigstens in den aller meisten Fällen, keineswegs als Petalen aufzufassen, welche im Begriff sind sich in Staubblätter umzuwandeln, sondern als ein Verschmelzungsprodukt eines Petalum und eines daneben befindlichen Staubblattes; sie zeichnen sich durch ihre stark asymmetrische Gestalt aus, indem die antherentragende Hälfte viel kleiner ist als die andere.

#### **Melilotus alba** DESR.

In Flora 1829, p. 435, sagt SCHIMPER, dass »Petala, welche auf einer Seite eine halbe Anthere tragen, unter gewissen Verhältnissen hier gar nicht selten sind«. — Da aber nichts über die Beschaffenheit des Androeceums angegeben wird, hat man jedoch keine Sicherheit dafür, dass solche Blattorgane wirklich staminisierte Kronblätter darstellen.

#### **Phaseolus vulgaris** L.

In seinen Mém. sur la fam. d. Légumineuses, p. 44 (1825) sagt A.-P. DE CANDOLLE: »J'ai observé des fleurs de Haricot commun qui avoient accidentellement les ailes, et quelquefois même les deux pièces de la carène transformées en étamines chargées d'anthères.»

#### **Staphylea pinnata** L.

In The Gardener's Chronicle 1843, p. 628, sagt CH. DARWIN: »In a Bladder-nut (Staphylea) growing in a shady wood, I noticed, that the petals showed a tendency to form additional stamens».

### Fuchsia.

Angaben über Umbildung von Kronblättern in Staubblätter bei dieser Gattung finden sich an mehreren Stellen. In den Verh. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg., XXIV. Jahrg. 1882, p. 69, gibt E. JACOBASCH an, diese Metamorphose in zahlreichen Blüten an zwei in seinem Garten gezogenen *Fuchsia*-Stöcken konstatiert zu haben. Er äussert darüber Folgendes: »Die sonst obovaten Petala werden spatelig, ohrlöffelförmig (ja sind schliesslich gar nicht mehr von den ursprünglichen Staubblättern zu unterscheiden) und zeigen dann einen oder zwei häufig mit Pollen angefüllte Beutel. Es können an dieser Umwandlung sämtliche Blütenblätter teilnehmen.« — In seinen »Botan. Heften« (Forschungen aus d. Botan. Garten zu Marburg), p. 116 (1887), beschreibt A. WIEGAND ebenfalls eine *Fuchsia*, bei der in einem Teil der Blüten alle 4 Petala in verschiedenem Grade in Staubfäden umgewandelt oder sogar als normale Staubgefässe entwickelt waren. In diesen Blüten bestand aber das normale Androeceum zuweilen bloss aus 6 oder 4 Staubblättern. — In Nature, Vol. XXXII, p. 53 (London 1885) erwähnt J. C. COSTERUS eine von ihm angetroffene *Fuchsia*-Blüte, in welcher die vier Kronblätter aus einem unteren filamentähnlichen und einem oberen ohrlöffelförmigen Teil bestanden, letzterer pollenführende Antherenfächer tragend; auch diese Blüte war jedoch in bezug auf das eigentliche Androeceum unvollständig: nur zwei epipetale Staubblätter waren zugegen, und von diesen war das eine in seiner unteren Hälfte mit einem unten filamentähnlichen Kronblatt verwachsen.

Unter dem Titel »Malformations in *Fuchsia globosa*« hat COSTERUS in Journ. of the Linn. Soc., Bot., Vol. XXV, p. 395—434, pl. 57—60 (London 1890), eine eingehende und auf ein sehr umfassendes Material begründete Untersuchung über Blütenanomalien bei der betreffenden Gattung veröffentlicht. Durch Vorlegen vollständiger Entwicklungsserien und zahlreicher Blütenanalysen zeigt er hier, dass es bei *Fuchsia* sehr oft vorkommt, dass einzelne Kronblätter, zuweilen alle vier, mit den epipetalen Staubblättern verwachsen und mehr oder weniger vollständig in diese aufgehen, so dass, wenn der Verschmelzungsprozess ganz durchgeführt ist, die Blüte apetal scheint. Ist dagegen die Fusion unvollständig, entstehen Blattgebilde, die unten filamentähnlich, oben teils mit einer verkleinerten Lamina, teils mit einer an der konkavierten Innerseite derselben befestigten Anthere versehen sind. Der Verf. hebt hervor, dass solche Gebilde leicht als Kronblätter gedeutet werden können, die im Gange sind sich in Staubblätter umzuwandeln, und obgleich er nicht ganz das Vorkommen der letzteren Metamorphose bei *Fuchsia* verneinen will, sieht er es doch als wahrscheinlich an, dass wenigstens die meisten Angaben hierüber tatsächlich auf Adhäsion zwischen Kronblättern und Kronstaubblättern zurückzuführen sind. In Übereinstimmung hiermit korrigiert er auch seine Auffassung der von ihm früher beschriebenen *Fuchsia*-Blüte dahin, dass diese nur ein Beispiel der betreffenden Verschmelzung, nicht von Staminodie der Petalen darstellt. Dies scheint auch im höchsten Grade wahrscheinlich, da der epipetale Staubblattkreis, wie oben erwähnt,

unvollständig war. Da nun dies ebenfalls in den von WIEGAND beschriebenen Blüten (siehe oben) der Fall war, so dürften sich diese in derselben Weise verhalten haben, und da gar keine Angaben über das Androeceum in den von JACOBASCH erwähnten Blüten vorliegen, scheint auch hier keinerlei Garantie dafür vorzuliegen, dass die Anomalie wirklich in der Umbildung der Petalen in Staubblätter bestand. Nach dem angeführten sollte man also in Übereinstimmung mit COSTERUS' Auffassung kaum sichere Beispiele von Staminodie von Kronblättern bei *Fuchsia* besitzen.

Aus gewissen anderen, von COSTERUS selbst hervorgehobenen Umständen scheint man aber dennoch berechtigt zu sein, die erwähnten Anomalien als Umwandlung von Kronblättern in Stamina zu deuten. Aus dem Grunde, dass die Petalen und die Kronstaubblätter aus gemeinsamen Primordien entstehen und in Übereinstimmung damit bis in die Mündung der Kelchröhre hinauf gemeinsame Gefässbündel besitzen, und schliesslich auch daraus, dass Verschmelzungen zwischen Kronblättern und Kronstaubblättern, wie oben angegeben, sehr häufig sind, kommt COSTERUS zu dem Resultat, dass diese Blattorgane nicht zwei autonome Kreise repräsentieren, sondern nur einen einzigen (wodurch auch die durch die Obdiplostemonie gestörte Alternation in der Blüte wiederhergestellt wird). Dass dieser Kreis ursprünglich aus Kronblättern bestanden, von welchen die Kronstaubblätter später abgesondert worden, sieht er aus mehreren Gründen als unzweifelhaft an, u. A. weil er bei den Kronblättern von *Fuchsia* — sowohl den vier normalen wie den in halbgefüllten Blüten befindlichen überzähligen — eine starke Tendenz zur Bildung von Excrenzen gefunden, welche sich zu Staubblättern entwickeln können, dagegen aber nie beobachtet, dass Staubblätter Petalen absondern. Falls die beiden erwähnten Resultate richtig sind (tatsächlich scheinen sie durch BARCIANU'S Untersuchungen über die Ausbildung und Entwicklung der Blütenteile innerhalb der Oenotheraceenfamilie überhaupt bestätigt zu werden), und also die Kronstaubblätter von *Fuchsia* nur als ein umgewandelter innerer Teil der Kronblätter selbst zu betrachten sind, so wird offenbar der Verschmelzungsprozess, von dem oben die Rede gewesen und der schliesslich dazu führt, dass die petaloide äussere Kronblatthälfte in die staubblattähnliche innere aufgeht, nichts anderes als Staminisation des ganzen ursprünglichen Kronblattes. Unter solchen Verhältnissen sind offenbar sämtliche oben angeführte Angaben über staminisierte Petalen bei *Fuchsia* dennoch als richtig anzusehen.

Dieses Resultat gewinnt aber ein besonderes Interesse mit Rücksicht auf die apetalen *Fuchsia*-Arten, unter denen die kleine neuseeländische *F. procumbens* allgemein bekannt ist. Da man ja annehmen muss, dass sich diese Arten aus den mit Kronblättern versehenen entwickelt haben, liegt augenscheinlich die Vermutung nahe, dass ihre direkt auf den Kelch folgenden alternisepalen Staubblätter nicht ganz einfach den Kronstaubblättern der übrigen Fuchsien entsprechen, sondern dass sie, gleichwie bei den obenerwähnten Anomalien, zugleich Material von Kronblättern enthalten, welche mit den Kronstaubblättern verschmolzen und in sie aufgegangen



sind: die Umbildung der Petalen in Staubblätter sollte also bei den apetalen Arten nicht nur vollständig sein, sondern auch ganz konstant geworden.

Um zu ermitteln, ob *F. procumbens* in ihrem Blütenbau Einzelheiten darbietet, die in irgendwelcher Weise eine solche Auffassung stützen, habe ich eine grössere Anzahl von Blüten des im botanischen Garten zu Lund befindlichen Materiales von dieser Art untersucht. Eines der drei vorhandenen Individuen war hierbei von grossem Interesse wegen der Natur der Blütenanomalien, die in reichlicher Menge vorkamen. Ich will hier eine kurze Darstellung derselben geben.

Wenn auch nur nebenbei will ich zuerst erwähnen, dass die normal tetramere Blüte recht oft eine Tendenz zeigt, sich in eine pentamere oder, wenn auch seltner, in eine trimere umzubilden. Die letztere Umbildung wird dadurch eingeleitet, dass eines der Kelchblätter schmaler wird, und dass das entsprechende Kelchstaubblatt immer mehr reduziert wird, so dass der letzte Rest desselben als eine dreieckig-lanzettliche grünliche Spitze oder eine kurze Papille von derselben Farbe hervortritt. Die Umbildung zur Pentamerie wird im Gegenteil meistens dadurch eingeleitet, dass eines der Kelchblätter grössere Breite annimmt, und dass sein Mittelnerv oder einer der Seitennerven sich spaltet; zugleich teilt sich auch das entsprechende Kelchstaubblatt entweder gleich in drei oder zuerst in zwei, von denen dann das eine sich meistens wieder in zwei spaltet. Hierbei ist zu bemerken, dass die Teilungsprodukte keineswegs immer volle Entwicklung erreichen. Im Gegenteil kommt es sehr häufig vor, dass sich innerhalb eines solchen Kelchblattes nur ein wohlentwickeltes Staubblatt vorfindet, während eins oder zwei mehr oder minder rudimentär geblieben, und zuweilen können sämtliche Teilungsprodukte, augenscheinlich wegen Materialmangels, unvollständig entwickelt sein. Von Bedeutung für das Folgende ist, dass die am meisten rudimentären Teilungsprodukte, hier ebenso wie bei der Trimerie, stets die Form triangulär-lanzettlicher Spitzen oder stumpfer Papillen von derselben grünlichen Farbe wie an der Röhre des Hypanthiums und der Aussenseite der Kelchblätter haben, sowie dass es zwischen diesen Rudimenten und wohlentwickelten Staubblättern alle möglichen Übergänge in reichlicher Menge gibt. — Es mag noch zugefügt werden, dass Pentamerie auch durch Organbildung einer Radie entlang, die zwischen zwei Kelchblättern liegt, zustande kommen kann. Der Umbildungsprozess setzt dann damit ein, dass eines der alternisepalen Staubblätter kollateraler Verdoppelung unterliegt.

Das Hauptinteresse ist jedoch an die Anomalie gebunden, die in serialer Doublierung der alternisepalen Staubblätter besteht. Diese Erscheinung ist an dem betreffenden Individuum in nicht weniger als 40 der 65 untersuchten Blüten beobachtet worden. Dabei ist jedoch zu bemerken, dass in 20 dieser Blüten die Verdoppelung auf eines der erwähnten Staubblätter beschränkt war; in 7 Blüten kam sie bei 2 vor, und in 5 bei 3 von ihnen; bloss in 5 Blüten, von denen eine pentamer war, liess sich bei allen 4, bez. 5 Staubblättern seriale Doublierung nachweisen. Ausserdem ist hervorzuheben, teils dass die Spaltung sehr oft unvollständig und zuweilen nur angedeutet war, teils dass das eine der beiden Spaltungsprodukte,

und zwar besonders das äussere, in einer Menge von Fällen rudimentär war. Die Verhältnisse lassen sich am besten durch Hinweis auf eine Anzahl von Blüten beleuchten. 1) Die soeben erwähnte pentamere Blüte (Fig. 7, A) zeigt Folgendes: Im Int. 1 (mit »Int. 1, 2« u. s. w. bezeichne ich die verschiedenen Kelchblattinterstitionen, in den mitgeteilten Figuren von links nach rechts gerechnet) befinden sich zwei monothecische aber sonst wohlentwickelte Staubblätter, das eine gerade aussenvor dem anderen; ebenso verhält es sich in Int. 4, wo jedoch die Theca des inneren Staubblattes ganz klein ist; im Int. 3 steht aussenvor dem normalen dithecischen Staubblatt ein eirund-lanzettliches grünes Blatt, dessen Spitze in Wirklichkeit

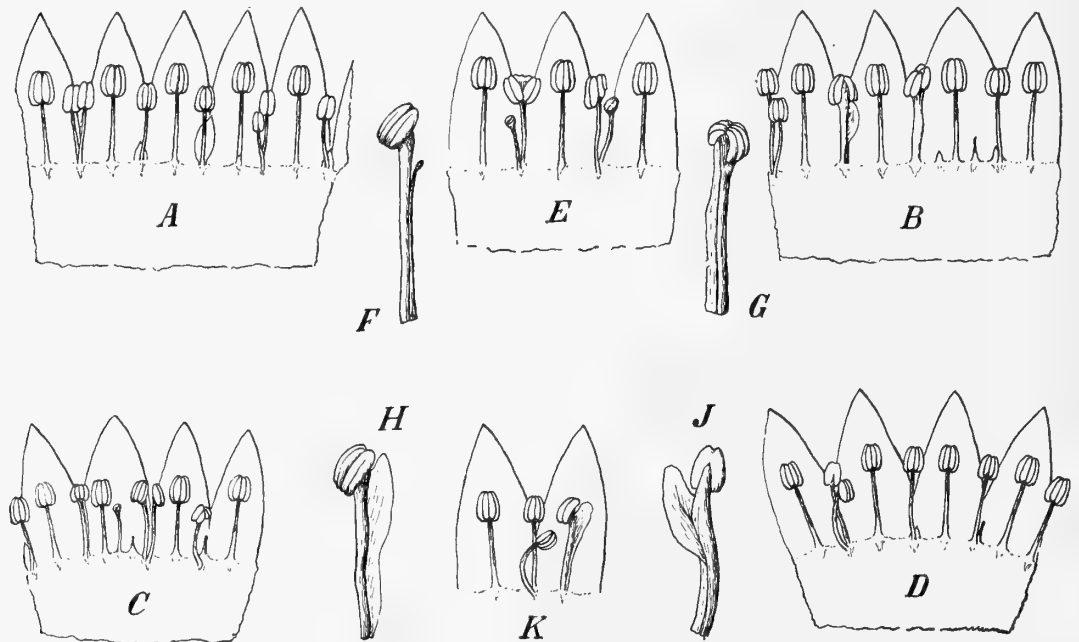


Fig. 7.

nach aussen und unten gebogen war; in Int. 2 und 5 steht aussenvor dem normalen dithecischen, bez. monothecischen Staubblatt nur eine dreieckig lanzettliche Spitze von grünlicher Farbe. — 2) Die mit B bezeichnete Blüte hat im Int. 1 zwei dithecische Staubblätter, das eine gerade aussenvor dem anderen. Im Int. 2 ist die Staubblattspaltung bloss angedeutet: das Filament ist stark in radialer Richtung ausgedehnt und an der Aussenseite mit einer grünen foliaten Leiste versehen, welche sich nach der einen Seite biegt und deshalb auch auf der Figur zum Vorschein kommt; von den beiden Thecae ist die eine halb nach aussen gerichtet. In Int. 3 ist die Spaltung etwas weiter gegangen, indem das Filament oben in zwei gespalten und mit zwei ganz getrennten monothecischen Antheren versehen ist, die eine aussenvor der anderen. Im Int. 4 steht aussenvor dem normalen Staubblatt nur eine kleine grünliche Spitze. Die fragliche Blüte zeigt Anfang zur Pentamerie, indem das eine Kelchblatt breiter ist, und dadurch dass sich innerhalb desselben neben

dem normalen Kelchstaubblatt noch zwei rudimentäre solche befinden, von denen das eine durch seine fadenähnliche Form und rotbraune Farbe deutlich als ein schwaches Filament kennzeichnet, während das andere vollkommen mit der soeben erwähnten grünen Spitze in Int. 2 und 5 bei der Blüte A und in Int. 4 bei der Blüte B übereinstimmt. — 3) In der mit C bezeichneten Blüte trifft man im Int. 1 eine grössere solche Spitze aussenvor dem normalen Staubblatt; das im Int. 2 befindliche Staubblatt hat kurze Thecae und an der Aussenseite des Filamentes eine grüne Leiste, welche ohne Zweifel der freien Spitze in Int. 1 entspricht; im Int. 3 kommen zwei Staubblätter vor, das äussere mit dithecischer, das innere mit monothecischer Anthere; im Int. 4 steht aussenvor dem normalen Staubblatt, dessen Thecae auffallend kurz sind, eine grüne Spitze, die in einen kurzen rotbraunen Faden ausläuft. Auch diese Blüte zeigt einen Ansatz zur Pentamerie, und das erwähnte rotgespitzte Gebilde im Int. 4 bildet einen deutlichen Übergang zwischen den beiden Staubblatttrudimenten, welche sich neben einem wohlentwickelten Staubblatt innerhalb des breiteren Kelchblattes befinden. — 4) In der Blüte D stehen im Int. 1 zwei dithecische Staubblätter, von denen das äussere eine auswärts gekehrte Anthere besitzt; in Int. 2 und 3 steht ausserhalb des normalen Staubblattes eine grünliche Spitze, welche in Int. 3 in einen etwas bräunlichen Faden ausläuft. — 5) Bei der Blüte E befinden sich im Int. 1 zwei Staubblätter, von denen das äussere die Thecae durch ein blattähnlich ausgebreitetes Connectiv getrennt hat, während das innere nur aus einem an der Spitze etwas kopfartig angeschwollenen Filament besteht; im Int. 2 zeigt im Gegenteil das äussere Staubblatt die erwähnte Beschaffenheit, die eine Theca des inneren ist hier in solcher Weise abgestutzt, dass sie bei der Spaltung Material für die kopfähnliche Spitze des äusseren Staubblattes abgegeben zu haben scheint. — 6) In noch einer anderen, übrigens normalen Blüte (F) ist in einem Kelchblattinterstitium Spaltung in der Weise eingetreten, dass der äusseren Seite des normalen Staubblattes entlang eine unten grünliche, oben rötliche Stilette läuft, welche nur ganz an der Spitze frei ist, dort aber eine ellipsoide Anschwellung besitzt, die zweifelsohne einen Ansatz zur Antherenbildung darstellt.

In der Mehrzahl der bisher besprochenen Fälle hat das äussere Spaltungsprodukt die Gestalt eines Staubblattes, bez. eines Staubblatttrudiments aufgewiesen. Zuweilen besitzt es jedoch foliate Ausbildung. Einen Übergang hierzu bildet das in Fig 7, G abgebildete Staubblatt: die Anthere, welche eine fast horizontale Lage hat, zeigt durch eine tiefe Querfurche Anfang serialer Spaltung, und während die innere Antherenpartie von einem gewöhnlichen Staubblattfilament getragen wird, setzt sich die äussere in eine breite grüne Leiste fort, welche an der Aussenseite des Filaments verläuft. Noch mehr foliat ist die grüne Flügelleiste, welche der Aussenseite der in Fig. 7, H & J abgebildeten Staubblätter entlang läuft; ihre Spitze ist nämlich hier von der Anthere abgetrennt, in Fig. 7, J sogar vom obersten Teil des Filaments. Schliesslich ist in diesem Zusammenhang aufs Neue auf die Blüte A zurückzuweisen, wo aussenvor dem im Int. 3 befindlichen dithecischen

Staubblatt ein kleines, nach beiden Enden zugespitztes grünes Blatt auftritt, welches ganz von dem Staubblatt frei ist. — Man könnte sich versucht fühlen, diese Blattorgane entweder als Kronblätter oder als überzählige Kelchblätter zu deuten. Gegen die erstere Auffassung spricht der Umstand, dass sie immer grün gefärbt sind, wobei jedoch zu bemerken ist, dass es wenigstens zwei *Fuchsia*-Arten gibt, *F. cordifolia* BENTH. und *F. splendens* ZUCC., die ganz grüne Kronblätter besitzen. Gegen ihre Natur von Kelchblättern spricht teils der Umstand, dass das soeben erwähnte Blatt in der Blüte A auch gegen die Basis zugespitzt ist, teils auch das Verhältnis in der Blüte K, wo ein Kelchstaubblatt im Begriff steht, ein solches Blatt abzuspalten, welches ganz grün ist, aber, da es sich mittenvor einem der Sepala befindet, augenscheinlich nicht selbst als ein wirkliches Kelchblatt betrachtet werden kann, und natürlich auch nicht als ein Kronblatt. Bei der hier in Rede stehenden Pflanze scheint es sich am ehesten so zu verhalten, dass, wenn die Anthere bei der serialen Staubblattspaltung gar nicht in das eine Teilungsprodukt eingeht, dieses zu einem Blattorgan von mehr indifferenter Natur ausgebildet wird.

Jedenfalls ist es offenbar, dass das hier besprochene Individuum von *F. procumbens* eine ausgeprägte Neigung zeigt, durch serielle Spaltung der alternisepalen Staubblätter einen neuen, aussenvor ihnen stehenden Kreis von Blattgebilden abzusondern, die gewöhnlich die Gestalt fertiler oder in verschiedenem Grade rudimentärer Staubblätter annehmen. Bei den beiden anderen von mir untersuchten Individuen, die mit zugänglichem Herbarmaterial der *F. procumbens* übereinstimmen, war, obgleich auch hier zahlreiche Blüten durchmustert wurden, nichts solches zu bemerken: nicht einmal von den oben erwähnten alternisepalen Staubblatttrudimenten, die in der Form von kleinen grünen Spitzen in 62 % der untersuchten Blüten jenes Individuums vorhanden waren, fand sich jemals eine Spur. Das oben beschriebene Individuum unterschied sich aber von den beiden anderen auch darin, dass seine Blüten sowohl betreffs der Längen- als Breitendimensionen absehbar grösser waren; zu bemerken ist auch, dass bei den zuerst erschienenen und kräftigsten Blüten die erwähnten Spaltungen zahlreicher und die durch sie abgetrennten Blattgebilde besser entwickelt waren als bei den darauf folgenden, etwas schwächeren, welche also mehr mit der typischen Form übereinstimmten. Aus diesen Gründen, und da es nicht zu bezweifeln ist, dass *F. procumbens* einen reduzierten Typus innerhalb der Gattung darstellt, ist es anzunehmen, dass die Abweichungen bei dem fraglichen Individuum einen Rückschritt zu den mit vollkommeneren Blüten ausgestatteten Arten repräsentieren. Diesen gegenüber ist jedoch der Unterschied vorhanden, dass der äusserste alternisepale Blattkreis nicht aus Sepalen sondern aus Staubblättern oder Staubblatttrudimenten besteht. Gerade diese Verschiedenheit ist aber in diesem Zusammenhang von besonderem Interesse, da sie entschieden dafür spricht, dass die Kronblätter der Fuchsien nichts anderes sind als petalisierte Staubblätter. — Wenn also die äusseren alternisepalen Staubblätter bei dem anomalen Individuum mit den Petalen der höher entwickelten *Fuchsia*-Arten identisch sind, so scheint man andererseits auch zu der Auffassung berechtigt, dass in die Kronstaubblätter der typi-

schen *F. procumbens* Material aus zurückgebildeten Kronblättern eingeht. *F. procumbens* sollte also wirklich als ein Beispiel staminaler Pseudapetalie angegeben werden können.

Unter der Voraussetzung dass Kronblätter und Kronstaubblätter der *Oenotheraceae*, in Übereinstimmung mit BARCIANU's Beobachtungen, durch seriale Spaltung ursprünglich einfacher Primordien entstanden, würde folglich die nebenstehende Diagrammserie (Fig. 8) ein Bild der phylogenetischen Entwicklung der *Fuchsia*-Blüte abgeben. Diagr. A stellt einen theoretischen Urtypus dar, wo die Blüte tetrazyklisch und diplostemon ist, und wo der alternisepale Kreis aus männlichen Sexualblättern besteht. Durch seriale Doublierung dieser letzteren (siehe das ebenfalls theoretische Diagr. B) und Petalisierung

des äusseren Teilungsproduktes ist der obdiplostemone Bauplan zustande gekommen, der die Mehrzahl der existierenden *Fuchsia*-Arten (Diagr. C) charakterisiert. In Übereinstimmung damit, dass das Hypanthium und der Kelch lebhaftere Farben angenommen und dadurch den Kronkreis ersetzen, zeigen jedoch diese Arten, wie es COSTERUS klar dargelegt, eine deutliche Tendenz die Krone zurückzubilden, indem die Petalen oft mit den Kronstaubblättern verschmelzen und nicht selten in sie aufgehen. Diese Anomalien, die durch das Diagr. D illustriert werden, vermitteln den Übergang zu der Reduktionsform E, der die typische *F. procumbens* entspricht und die zugleich mit dem theoretischen Urtypus (A) übereinstimmt. Das oben besprochene anomale Individuum von *F. procumbens* repräsentiert, wie bereits hervorgehoben, höchst wahrscheinlich einen Rückschritt zum Typus C; da jedoch bei diesem Individuum der äussere alternisepale Kreis als Staubblätter ausgebildet ist, stimmt sein Blütenbau mehr mit Diagr. B als mit Diagr. D überein. Das betreffende Individuum realisiert somit den sonst theoretischen Zwischentypus B.

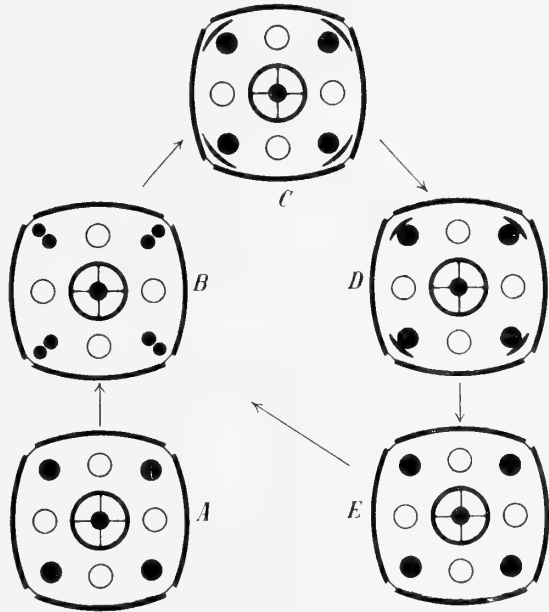


Fig. 8.

### *Daucus Carota* L.

In seinen »Bildungsabweichungen bei enig. wicht. Pfl.-Fam«, Heft I, p. 72 (Zürich 1864) erwähnt C. CRAMER, dass er unter einer Sammlung kleiner, höchst 1' hoher Individuen, die mit kümmerlicher Blattbildung und wenigen Ästen versehen waren und die auf einem kiesigen und sehr trockenen Strassenrand wuch-

sen, eine Blüte angetroffen, wo sich an der Stelle eines Kronblattes ein Staubgefäss vorfand. Eine Abbildung dieser Blüte wird l. c., Taf. VIII, Fig. 12, gegeben.

### **Erica und Kalmia.**

In Archiv. Néerland. d. sc. exact. & nat., XXIV, p. 147—156, pl. III (1891), liefert J.-C. COSTERUS Beschreibung und Abbildung eines von HUGO DE VRIES eingesammelten Materiales von *Erica Tetralix* L., welches sich dadurch auszeichnete, dass in den Blüten einzelne oder alle Kronblätter in Stamina umgewandelt waren. Diese Form war »dans la bruyère de Loosdrecht, en grande quantité pendant l'été de 1887 et en quantités moindres l'année suivante» angetroffen. — Nach der Beschreibung war der Umwandlungsprozess damit eingeleitet worden, dass die Einschnitte zwischen den Kronenlappen tiefer geworden waren und zugleich eine Antherenbildung angefangen hatte sich an den Loben zu zeigen. Vollständiger umgewandelte Kronenlappen waren bis zum Grunde frei und als Staubblätter ausgebildet, welche oft bloss durch kürzeres Filament und grössere Breite des Konnektivs von den eigentlichen Androecealgliedern abwichen. — Leider liegt keine Angabe über die allgemeine Ausbildung des betreffenden Materiales vor. Dass man jedenfalls die Metamorphose als eine Stufe eines Reduktionsprozesses betrachten muss, scheint jedoch aus der Angabe hervorzugehen, dass die eigentlichen Staubblätter zuweilen rudimentäre Antheren hatten, und dass in anderen Fällen die Staubblattzahl mehr oder minder reduziert war; in einer Blüte war die Zahl der wirklichen Androecealglieder bis auf drei gesunken.

Nach PENZIG (Pfl.-Terat., II, p. 116) hat ASA GRAY (in Gard. Chronicle 1870, p. 1028) Staminodie der Corolla bei *Kalmia latifolia* L. beschrieben.

### **Gentiana.**

In Gard. Chronicle 1843, p. 628, erwähnt CH. DARWIN einige Individuen einer in England spontan vorkommenden *Gentiana* (*G. amarella* L. ?), bei der »besides the five ordinary stamens, the divisions of the corolla were partially converted into stamen-like bodies». DARWIN fügt hinzu: »if this conversion had been effected, the flower would have become apetalous».

### **Monarda fistulosa L.**

Nach PENZIG (Pfl.-Ter., II, p. 241) soll TURPIN [Esquisse d'Organographie végét. etc., p. 55, Taf. IV (Paris 1837)] bei dieser Pflanze »Metamorphose des vorderen Petalums (Mittellappen der Unterlippe) in eine Anthere» konstatiert haben. — MASTERS (Veg. Ter., p. 298) ist geneigt, diese Anomalie als »a case of adhesion» zu deuten. TURPIN'S Arbeit stand mir nicht zur Verfügung.

**Lycium barbarum L.**

In Linnaea, Bd. IX, 142 erwähnt D. v. SCHLECHTENDAL, dass er an einem Exemplar dieser Pflanze eine Blüte angetroffen, die bloss vier Kronenzipfel hatte, indem der fünfte (der innerste nach der Knospenlage) »in einen Staubbeutel verwandelt war«. Dieser Staubbeutel war fast normal ausgebildet, »nur hatte er an seiner Spitze einen kleinen roth gefärbten, völlig flachen Anhang«. — Da das eigentliche Androeceum aus bloss 4 Gliedern bestand, und da nichts über die Stellung des Quasi-Staubblattes im Verhältnis zu den wirklichen Androecealgliedern angegeben wird, kann man jedoch nicht ganz sicher sein, dass jenes nicht durch Verschmelzung eines Kronenlappens mit einem daneben befindlichen Staubblatt entstanden war.

**Solanum tuberosum L.**

In Bull. Soc. Bot. de France, VIII, p. 452 (1861) beschreibt P. DUCHARTRE eine Form von *S. tuberosum*, bei welcher sämtliche Blüten decandrisch waren, indem die Kronlappen in Staubblätter umgebildet waren. Innerhalb des normal entwickelten Kelches fand sich eine becherförmige, 4—5 mm hohe Kronenröhre, von deren Rande fünf sitzende, wohlentwickelte Antheren ausgingen, welche theils mit den Kelchzipfeln, theils mit den Antheren des eigentlichen Androeceums alternierten; letztere waren an der Innenseite des Bechers, etwas unter dem Rande befestigt. Am Becherrande, und zwar in den Zwischenräumen zwischen den fünf ersterwähnten Antheren, fanden sich auch »cinq petits filets délicats et fort courts, qui semblent être les seuls restes du limbe de la corolle«. Diese Fäden scheinen mir unzweifelhaft ein Gegenstück zu den bei *Digitalis* besprochenen alternipetalen Läppchen zu sein (siehe S. 47). Das Pistill war völlig normal. — Eine ähnlich beschaffene Form wird von G. HENSLOW in Journ. Linn. Soc., Bot., Vol. XIX, p. 217, Pl. 33 (London 1882) beschrieben; die Metamorphose der Kronenlappen war jedoch hier nicht immer ganz vollständig, indem Pollen oft in den Antherenfächern fehlte. Auch an anderen Orten in England ist dieselbe Form beobachtet worden (siehe z. B. DAMMER-MASTERS, p. 339, Fig. 170). — HENSLOW hebt hervor, dass die Form an mehreren Stellen über grosse Flächen verbreitet gefunden ist, weshalb er, wie übrigens auch DUCHARTRE, es als höchst wahrscheinlich ansieht, dass die betreffende Eigentümlichkeit ein Rassencharakter ist.

**Verbascum nigrum L.**

Von dieser Art traf Dozent N. HERIBERT-NILSSON 1910 bei Hörte im südlichen Skåne ein einzelnes Individuum an, bei welchem in sämtlichen Blüten die Kronenlappen in Staubblätter umgewandelt waren. Aus den spärlich vorhandenen Samen gelang es diesem Forscher eine Anzahl Pflanzen aufzuziehen, von denen

einige nach Angabe ganz mit typischem *V. nigrum* übereinstimmten, während hingegen andere die erwähnte Eigentümlichkeit ebenso ausgeprägt besaßen wie die Mutterpflanze. Eines der so beschaffenen Individuen ist an den botanischen Garten in Lund überliefert worden, wo es im vergangenen Sommer eine Mehrzahl blütentragender Stengel entwickelte. Es ist dieses Individuum, welches der folgenden Beschreibung zugrunde gelegen ist.

Unter den beobachteten Blüten, welche gewiss ein Tausend erreicht haben mögen, hat keine einzige eine normale Blütenkrone aufzuweisen gehabt. Nicht einmal einzelne Kronenlappen sind normal ausgebildet angetroffen, sondern die Kronensegmente waren durchgehend entweder mehr oder weniger vollständig in Staubblätter umgewandelt oder, wie wir es unten sehen werden, auf kleine, zuweilen fast unmerkliche Zähne reduziert.

Die Blüte zeigt infolgedessen ein absonderes Aussehen. In dem Stadium, wo die Blütenknospen bei typischem *V. nigrum* ungefähr halbe Grösse erreicht und die Sexualorgane von den über einander gelagerten Kronenlappen wohl geschützt liegen, findet man bei der hier in Frage kommenden Form am Boden des Kelches gewöhnlich 10 ganz und gar entblösste orangefote Antheren, welche dicht um die fast ganz ungestielte Narbe gedrängt liegen (siehe Fig. 9, A, wo sie jedoch etwas seitwärts gebogen sind, damit ihre gegenseitige Anordnung besser hervortreten soll). Auch wenn die Entwicklung zu der Stufe fortgeschritten ist, die voller Anthese entspricht, sind sämtliche Filamente verhältnismässig kurz und die Antheren meistens ungeöffnet; der Griffel ist auch ganz kurz geblieben, und die Samenanlagen, welche gleichwie der Pollen die früheren Entwicklungsstufen glücklich überschritten zu haben scheinen, sind an dem betreffenden Individuum nicht zu Samen entwickelt<sup>1</sup>. Man bekommt den Eindruck, dass die Entwicklung der Sexualorgane ungefähr bis auf das erwähnte Knospenstadium fortgeschritten, und dass sie durch das Fehlen des Schutzes gehemmt worden, den eine normal entwickelte Blütenkrone hätte er bieten sollen.

An dem im hiesigen botanischen Garten kultivierten Exemplare habe ich 152 Blüten näher untersucht. In 82 von diesen waren die fünf Staubblätter, welche die Kronenlappen vertreten — der Kürze wegen nenne ich sie im Folgenden »äussere Staubblätter« — sämtlich wohl ausgebildet. Von diesen war das vorderste, gleichwie das entsprechende Kronensegment in der normalen *Verbascum*-Blüte, das kräftigste, und die beiden hinteren waren etwas schwächer als die anderen, aber sämtliche besaßen eine wohlgeformte Anthere und Massen von Pollen-, bez. Pollenmutterzellen (siehe Fig. 9, A und Diagr. 1); die Filamente waren kürzer als die der eigentlichen Androealglieder, aber ebenso wie bei diesen mit einer Wolle von violettfarbigen Haaren (in der Figur ausgelassen) versehen. In 10 anderen Blüten (siehe Diagr. 2) war dagegen eines der beiden hinteren äusseren Staubblätter ganz

<sup>1</sup> Dozent HERIBERT-NILSSON hat mitgeteilt, dass die Samenproduktion auch bei den übrigen apetalen Individuen, die er aufgezogen, schwach oder unterdrückt gewesen.



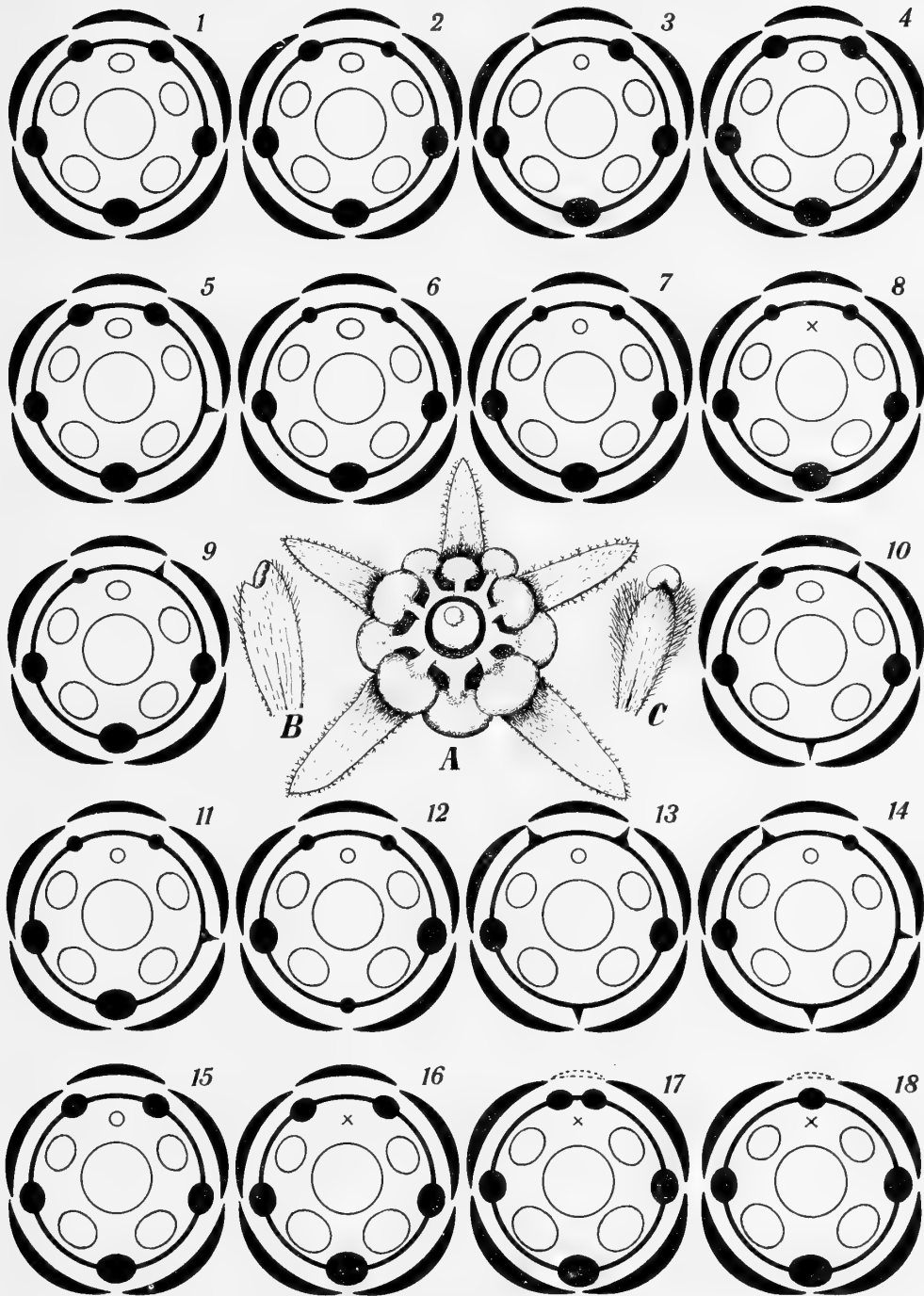


Fig. 9.

schwach entwickelt und mit einer wenig angeschwollenen Anthere mit spärlichem oder keinem Pollen versehen. In 5 Blüten (D. 3) war eines dieser hinteren Staubblätter ganz ohne Anthere und auf einen violett-wolligen Faden oder gar auf einen

unbedeutenden, zuweilen bloss bei stärkerer Vergrösserung sichtbaren Zahn reduziert. In 4 Blüten (D. 4 & 5) war statt dessen eines der paarigen vorderen äusseren Staubblätter in soeben erwähnter Weise verschwächt, bez. durch einen fast mikroskopischen Zahn ersetzt. — In 17 anderen Blüten (D. 6—8) waren die beiden hinteren äusseren Staubblätter mit schwach markierter Authere, ohne oder mit wenig Pollen, ausgerüstet; in 3 Blüten (D. 9) war das eine dieser Staubblätter noch weiter reduziert, indem es durch einen violett wolligen Faden oder eine kurze Pfriemenspitze ersetzt war, und in einer Blüte (D. 10) war dies mit zwei der äusseren Staubblätter der Fall, nämlich dem vordersten und einem der hinteren. — In 7 Blüten (D. 11—13) waren drei äussere Staubblätter mehr oder minder stark reduziert, und in 3 Blüten (D. 14) war dies mit allen bis auf eines der Fall.

In dem Blattkreis, der die Blütenkrone vertritt, kommen somit alle möglichen Übergänge von wohl ausgebildeten Staubblättern bis zu mikroskopisch kleinen Rudimenten von solchen vor. Hierbei ist zu bemerken, dass die Blüten, wo der betreffende Blattkreis am besten entwickelt war, überwiegend Achsen niederer Ordnung angehörten, während hingegen die soeben erwähnten Reduktionen hauptsächlich bei Blütenachsen höherer Ordnung vorkamen, und besonders in den accessoriischen Blüten, die allgemein in den Partialinflorescenzen auftreten.

Übergänge von gewöhnlichen Kronenlappen zu Staubblättern sind ebenfalls angetroffen worden, wenn auch nur ganz spärlich. In einer Blüte kam also, zwischen zweien der vorderen Kelchlappen, ein dem Kronenkreise angehörendes Blattorgan des in Fig. 9, B wiedergegebenen Aussehens vor. Das Blatt war gelblich wie ein Kronenlappen, aber nur halb so breit, und oben mit verhältnismässig langen Haaren bekleidet, von denen einige violettgefärbten Inhalt besaßen; an der Spitze war es ausserdem unregelmässig zweilappig, und der grössere Lappen zeigte durch das Vorhandensein einer orangegelben Anschwellung am einen Rande einen unzweideutigen Ansatz zur Antherenbildung. In einer anderen Blüte fand sich, ebenfalls in einem der vorderen Kelchblattintervalle, ein Blattorgan, welches durch das Vorkommen einer pollenführenden Anthere an der Spitze und durch seine reichliche Bekleidung mit langen violettgefärbten Haaren noch mehr einem Staubblatt glich; der Filamentteil war jedoch blattähnlich abgeflacht und viermal breiter als bei den anderen äusseren Staubblättern (siehe Fig. 9, C).

Es ist also offenbar, dass das untersuchte Blütenmaterial eine in der Richtung nach Apetalie verlaufende Reduktionsserie repräsentiert, sowie dass die Ausbildung der Kronenzipfel zu Staubblättern ein Glied dieser Serie ausmacht. — Zur vollständigen Apetalie scheint es in dem vorliegenden Falle nicht zu gelangen: selbst in den Blüten, welche die schwächste Nahrungszufuhr gehabt, finden sich Reste der Blütenkrone in der Form einer niedrigen ringförmigen Röhre sowie der oben erwähnten Saumrudimente. Ausserdem sind Zwischenformen von Kronenlappen und Staubblättern, wie bereits erwähnt, selten. Um so häufiger ist die Entwicklungsphase, die durch die Ausbildung der Kronenlappen zu typischen Staubblättern repräsentiert wird. Gerade zu dieser Entwicklungsphase scheint es mit der grössten

Leichtigkeit zu kommen, und zu einem Stehenbleiben bei derselben scheint sich auch eine bestimmte Tendenz vorzufinden. Diese Verhältnisse lassen sich offenbar gut mit der Annahme vereinen, dass die Staminisationserscheinung einen Rückschritt zu einer Ausbildungsform darstellt, welche der betreffende Blattkreis einmal früher, während seiner phylogenetischen Entwicklung besessen.

Was den Blütenbau der hier beschriebenen Form im Übrigen betrifft, mag noch hinzugefügt werden, dass Reduktionen auch in dem eigentlichen Androeceum vorkommen. Sie scheinen jedoch bloss das hinterste Staubblatt zu treffen, das ja bei verschiedenen *Verbascum*-Arten nicht selten steril oder zuweilen ganz unterdrückt ist<sup>1</sup>. In 17 der früher erwähnten 82 Blüten, bei welchen alle fünf äusseren Staubblätter fertil waren, war also das hintere Androecealglied steril (D. 15; siehe übrigens auch D. 3, 7, 11—14), und in einem anderen Falle war es spurlos verschwunden (D. 16; siehe auch D. 8). Dies war auch in vier anderen Blüten der Fall, welche jedoch eine mehr oder minder durchgeführte Tetramerie aufwiesen, indem das hinterste Kelchblatt fehlte und die beiden hinteren äusseren Staubblätter dicht aneinander gerückt (D. 17), bez. vollständig verschmolzen waren (D. 18).

### *Digitalis purpurea* L. und *D. ferruginea* L.

In Linnaea, I, p. 571—575, Tab. VI (1826), beschreibt A. DE CHAMISSE ein kultiviertes Individuum dieser Pflanze, bei dem sich zahlreiche Blüten folgendermassen verhielten (siehe neben stehende Kopien der Figuren von CHAMISSE): Die drei vorderen Kronenlappen (*g*, *h*) waren in Staubblätter umgebildet, entweder vollständig wie in Fig. 1 & 2, oder unvollständig wie in Fig. 4. Die beiden hinteren Kronenlappen bildeten entweder eine grosse lippenförmige Partie (*d* in Figg. 1 & 4) oder auch waren sie zu zwei kurzen und stark divergierenden, fast fadenförmigen Gebilden (Fig. 2, *f*) reduziert, zwischen welchen sich ein drittes noch kürzeres Läppchen (Fig. 2, *e*) befand; auch vorn in der Blüte waren solche alternipetale Läppchen (*i*) als Verlängerungen des Basalteiles der Kronenröhre anzutreffen. Der Kelch zeigte, gleichwie auch das eigentliche Androeceum und das Pistill, normalen Bau. — Ähnlich beschaffene Blüten hatte ein in England angetroffenes wildwachsendes Exemplar, das von G. HENSLOW beschrieben ist [Journ. Linn. Soc., Bot., XIX, p. 216, Pl. 33 (1882)]. Auch hier waren nämlich die drei vorderen Kronenlappen in mehr oder weniger typische Staubblätter verwandelt, während der hintere Teil der Krone ein unregelmässig gelapptes oder zerschlitztes Band bildete. — Nach PENZIG (Pfl.-Ter., II, p. 210) sollen auch Fälle beobachtet worden sein, wo alle fünf Kronenlappen in Staubblätter umgewandelt waren.

Zu bemerken ist, dass die beiden obenerwähnten Individuen, besonders das von CHAMISSE beschriebene, kräftig entwickelt gewesen zu sein scheinen. Da CHAMISSE ausserdem hervorhebt, dass die Metamorphose im untersten Teil des Blü-

<sup>1</sup> Bei einer maroccanischen Art, *V. tetrandrum* BARR. & MURB., fehlt es ganz und gar, wie bei der Gattung *Celsia*.

tenstandes am vollständigsten war, kann sie offenbar nicht von mangelnder Nahrungszufuhr abhängen, sondern scheint als spontane Variation aufzufassen zu sein.

In den Beiheften zum Botan. Centralbl., Bd. XVI, p. 347—366, Taf. 18 & 19 (1904) beschreibt F. HILDEBRAND ein im Freiburger botanischen Garten blühendes

Individuum von *D. ferruginea*, welches eine ganze Musterkarte von Abnormitäten in den Blüten bildete und dabei auch die Eigentümlichkeit aufwies, dass die Kronenlappen zuweilen vollständig oder teilweise in Stamina umgebildet waren. Der Verf. hebt hervor, dass die Abnormitäten keineswegs durch äussere Bedingungen allein hervorgerufen sein können (8 andere an derselben Stelle wachsende Exemplare der nämlichen Spezies verhielten sich ganz normal), sondern durch »innere, uns unerklärliche Ursachen« veranlasst sein müssen. Nachdem das Individuum im J. 1905 zum zweiten Mal geblüht und die gleichen Anomalien aufgewiesen hatte, wurde es in den Privat-

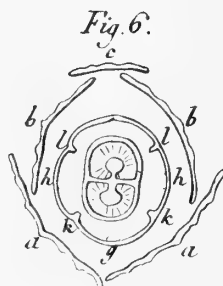
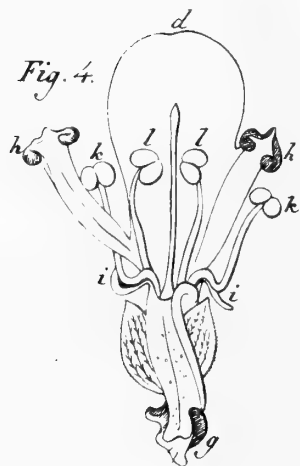
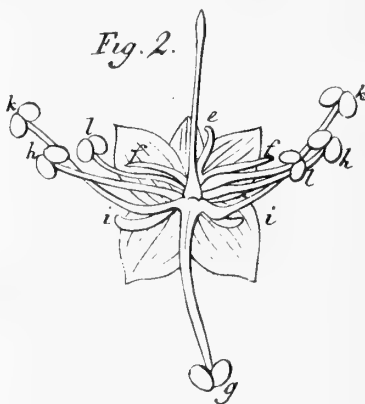
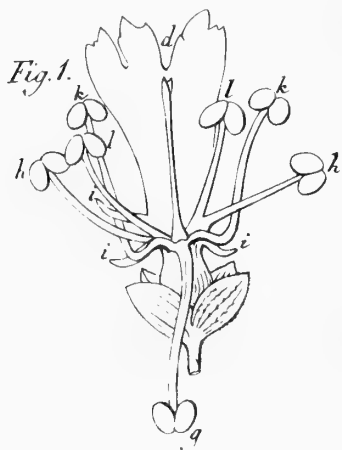


Fig. 10.

Garten des Verfassers, und zwar in einen sehr nahrhaften Boden, versetzt. Im J. 1909 entwickelte sich hier ein Blütenstand, und dieser zeigte nun keine Spur von abnormer Blütenbildung. Das Zurückkehren des fraglichen Individuums in den für die Art normalen Zustand stellt der Verf. damit in Zusammenhang, »dass dasselbe durch Versetzung in einen anderen, nahrhafteren Boden anderen Lebensbedingungen ausgesetzt worden war« (Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. XXVIII, p. 299 (1910).

### Campanula Medium L.

In SEEMAN'S Journ. of Bot. III, p. 110, tab. 28 (1865) beschreibt MASTERS mit Zugrundelegung von Zeichnungen, die er von W. G. SMITH erhalten, einige Blüten,

die sich folgendermassen verhielten: Die Krone war durch einen überzähligen Kreis von Staubblättern ersetzt, welche die Plätze der Kronenlappen einnahmen; diese Staubblätter waren oft »intermediate in form between the corolla and the anthers«, und hingen zuweilen mit einander entweder im Filament- oder im Antherenteil zusammen. — Da der normale Staubblattkreis zuweilen fehlte, scheinen die fraglichen Blüten schwach entwickelt gewesen zu sein; die Umwandlung der Kronenlappen in Staubblätter steht solchenfalls wahrscheinlich damit in Verbindung.

— — —

## Überblick und Schlussfolgerungen.

Bezüglich einiger der im Obigen erwähnten Fälle sind die Angaben, wie an den betreffenden Stellen schon angedeutet, so unvollständig, dass man keineswegs sicher sein kann, dass staminale Pseudapetalie vorliegt. Betreffs *Asphodelus*, *Hemerocallis*, *Tulipa*, *Ornithogalum*, *Hyacinthus* und *Crocus* liegt also keine ausdrückliche Angabe darüber vor, dass das Androeceum vollzählig war, und unter solchen Verhältnissen hat man offenbar keine Garantie dafür, dass ein Blattoorgan, welches seiner Stellung nach einem Kronblatt entspricht, in seiner Ausbildung aber mehr oder minder mit einem Staubblatt übereinstimmt, wirklich ein staminisiertes Petalum und kein Verschmelzungsprodukt zwischen einem Kronblatt und einem epipetalen Staubblatt ist; dasselbe gilt auch von *Litsaea*, *Melilotus* und *Kalmia*. Die bei *Lycium* und *Monarda* beobachtete Anomalie ist ebenfalls ihrer Natur nach gar zu unsicher. Es scheint deshalb am ratsamsten zu sein, von diesen Angaben ganz abzusehen.

Die unzweifelhaften Fälle staminaler Pseudapetalie lassen sich zu vier Gruppen hinführen. Eine dieser Gruppen umfasst solche Fälle, wo die Pseudapetalie mit der Entwicklung der Blüte zur Anemophilie im Zusammenhang steht; eine zweite solche, wo die Erscheinung mit meiomeren Veränderungen in der Blüte verbunden ist; eine dritte Gruppe Fälle, wo die Pseudapetalie eine Folge allgemeiner, meistens durch geringe Nahrungszufuhr bedingter Reduktionserscheinungen innerhalb der Blüte ist; die vierte Gruppe wiederum umfasst einige Fälle, wo die Pseudapetalie nicht mit anderen Erscheinungen zusammenzuhängen scheint, sondern als spontane Variation hervortritt.

### 1. Die Pseudapetalie steht im Zusammenhang mit Anemophilie.

Hierher gehören teils die Rosaceen-Gattungen *Neviusia*, *Coleogyne* und *Cercocarpus*, teils die beiden einander sehr nahestehenden Papaveraceen-Gattungen *Macleaya* und *Bocconia*.

Die erwähnten Rosaceen zeigen eine so deutliche Verwandtschaft mit *Kerria* und *Rhodotypus*, bez. mit *Purshia*, dass sie unzweifelhaft von mit Kronblättern versehenen und entomophilen Formen herkommen müssen, die mit diesen Gattungen nahe übereingestimmt haben. Dass die beiden Papaveraceen ebenfalls von mit

Kronblättern ausgerüsteten Typen ihren Ursprung genommen, obgleich sie zu keinen jetzt lebenden Vertretern der Familie in intimerer Relation zu stehen scheinen, muss als zweifellos betrachtet werden. Mit Rücksicht auf die Krone sind also alle fünf Gattungen als reduzierte Typen aufzufassen. Bei *Neviusia* und *Cercocarpus* sind die Anpassungen für Windpollination weniger vollkommen; recht ausgeprägte Windbefruchter sind dagegen *Coleogyne*, *Macleaya* und *Bocconia*.

Dass bei diesen Gattungen die Blütenkrone überflüssig geworden, ist leicht begreiflich. Eine besondere Erklärung erheischt hingegen der Umstand, dass die Petalen konstant in der Gestalt von Staubblättern auftreten. *Macleaya microcarpa* betreffend, wo gleichwie bei der Gattung *Bocconia* das eigentliche Androeceum aus einer geringeren Anzahl (gewöhnlich 4—12) Staubblättern besteht, liesse es sich ja denken, dass die Umwandlung der Petalen in männliche Sexualblätter für gesteigerte Pollenproduktion von Bedeutung sein könnte; da jedoch bei *Macleaya cordata*, wie auch bei *Cercocarpus* und *Coleogyne*, die eigentlichen Androecealglieder meistens eine Zahl von 20—40, bei *Neviusia* sogar von 40—70, erreichen, so scheint das Hinzukommen von 4, bez. 5 Staubblättern keine hinreichende Erklärung der Staminisation der Kronblätter abzugeben. Leicht begreiflich wird hingegen diese Metamorphose, wenn man sich die Blütenkrone im Allgemeinen als durch eine im Zusammenhang mit Insektenbefruchtung stehende Umwandlung der unmittelbar auf eine kelchähnliche Hülle folgenden Androecealglieder entstanden vorstellt, und ferner dass die erwähnten Gattungen, was die Ausbildung dieser Blattoorgane betrifft, zu dem ursprünglichen Zustand zurückgekehrt, indem sie einen Pollinationsweg eingeschlagen, wo die Blütenkrone überflüssig geworden.

Dass die Kronblätter nicht, wie bei der weit überwiegenden Anzahl Anemophilen, ganz abortiert, ist auch von einem anderen Gesichtspunkte aus beachtenswert. Bei *Bocconia frutescens* habe ich zwar in einigen Fällen vollständigen Abort der beiden Staubblätter konstatiert, welche die inneren Kronblätter vertreten, und ganz vereinzelt auch von denen, die den äusseren Petalen entsprechen, in sämtlichen Fällen galt es aber Blüten von so reduziertem Bau, dass auch von dem eigentlichen Androeceum nichts mehr innerhalb der abortierten falschen Staubblätter zurückgeblieben war. Der Übergang zur Anemophilie scheint also an und für sich höchstens Staminisation der Kronblätter herbeizuführen; ihr Abort scheint eine weiter vorgeschrittenen Reduktionszustand der Blüte zu bezeichnen. Auf einer solchen Stufe befinden sich möglicherweise die wirklich apetalen Rosaceen-Gattungen der Gruppe *Sanguisorbeae*: bei den dahin gehörenden Formen, die so gebaut sind, dass sich die Anordnung der Androecealglieder näher bestimmen lässt (*Acaena*, *Marggyricarpus*, *Sanguisorba*), sind nämlich, ebenso wie in dem apetalen Reduktionsstadium von *Bocconia*, auch die Kronstaubblätter ganz verschwunden.

## 2. Die Pseudapetalie steht in Verbindung mit Meiomerie.

Hierher gehört, ausser gewissen unter *Gagea*, *Comarum* und *Aremonia* erwähnten Fällen, vor allem die bei zahlreichen *Orchidaceae* beobachtete Erscheinung, dass sich eines oder zwei der inneren Perianthblätter in Staubblätter umwandeln.

In diesen sämtlichen Fällen hängt die Metamorphose mit meiomerer Veränderungen in der Blüte zusammen, also damit, dass z. B. eine normal fünfzählige Blüte Übergang zur Vierzähligkeit zeigt, eine dreizählige zur Zweizähligkeit u. s. w. Bei solchen Veränderungen im Bauplan der Blüte kann, wie ich in meiner Arbeit »Über die Baumechanik« etc. gezeigt, die umgestaltende Tätigkeit entweder auf einen episepalen oder einen epipetalen Radius verlegt sein. Im letzteren Falle — dem hier allein infrage kommenden — werden sämtliche Organe, die sich innerhalb eines Diagrammsectors befinden, dessen Peripherie sich von dem Mittelnerv eines Kelchblattes zu dem eines nebenstehenden erstreckt, reduziert oder wegeliminiert. Die Umgestaltung wird dann dadurch eingeleitet, dass die beiden Kelchblätter sich am Grunde mit einander vereinigen und dass das dazwischen stehende Kronblatt reduziert wird, und als Schlussresultat ergibt sich, dass die betreffenden Kelchblätter zu einem einzigen verschmelzen, sowie dass das Kronblatt ganz abortiert<sup>1</sup>. — Auf einer solchen Umgestaltung beruht tatsächlich die Staminisation bez. der Abort eines oder mehrerer Kronblätter in sämtlichen oben aufgezählten Fällen, und bei dem hierher gehörenden reichen Orchideen-Material findet man alle Phasen der Prozedur vertreten. Hier unter den Orchideen begegnet einem übrigens auch das sehr seltene Verhältnis, dass eine dreizählige Blüte in eine monomere übergeht. Die paarigen Sepala können nämlich — z. B. bei *Maxillaria Deppei* und *Phajus Wallichii* — mit dem unpaarigen zu einem einzigen Blatte verwachsen, das gegenüber dem Labellum steht, und die Folge hiervon wird, dass die paarigen Petala in erster Reihe in Staubblätter umgebildet werden und schliesslich, wie bei der erwähnten *Phajus*-Art, ganz verschwinden.

Sehr auffällig ist ja das Verhältnis, dass in den so umgestalteten Blüten die Kronblätter, die in Rückbildung begriffen sind, ehe sie gänzlich abortieren, die Gestalt von Staubblättern annehmen. Die einzige befriedigende Erklärung scheint mir zu sein, dass die betreffenden Blattorgane hiermit zu einer Ausbildungsform zurückgeführt worden sind, welche sie besaßen, ehe die Blüte die progressive Entwicklung durchlaufen, die mit der Ausbildung derselben Blattorgane zu oft ansehnlichen und prachtvollen Kronblättern abgeschlossen.

## 3. Die Pseudapetalie ist durch allgemeine Reduktionserscheinungen in der Blüte bedingt.

Diese Gruppe ist etwas weniger einheitlich als die übrigen, indem die Ursachen der Vereinfachung im Blütenbau, von der hier die Frage ist, offenbar verschieden sind.

<sup>1</sup> Falls episepale und epipetale Staubblätter vorhanden sind, verhalten sich jene wie die Sepalen, diese wie die Kronblätter.



Der stark reduzierte Blütenbau von *Alchemilla*, der innerhalb der Sectionen *Aphanes* und *Fockella* zum vollständigen Abort der Krone geführt, innerhalb der Sect. *Eualchemilla* aber bloss zur staminalen Pseudapetalie, dürfte also mit den minimalen Dimensionen, welche die Blüte hier angenommen, in Zusammenhang gestellt werden können. — Die bei *Fuchsia* vorfindliche Tendenz, die Krone zurückzubilden, welche sich darin äussert, dass die Petalen nicht selten mit den Kronstaubblättern verschmelzen und in diese aufgehen — und zwar bei gewissen Arten so vollständig, dass Apetalie (die jedoch aus angeführten Gründen wahrscheinlich bloss scheinbar ist) zustande kommt — lässt sich ebenso ungezwungen damit in Verbindung stellen, dass das Hypanthium und die Kelchblätter durch ihre kräftige Entwicklung und ihre lebhaftere Färbung die Funktionen der Kronblätter übernommen<sup>1</sup>.

In der überwiegenden Anzahl hierher gehöriger Fälle, wie bei der Mehrzahl der beschriebenen *Gagea*-Blüten, bei den erwähnten Blüten von *Orchis*, *Agrostemma* und *Daucus*, bei *Myosurus* und zahlreichen *Papaveraceae*, bei einem Teil der besprochenen Blüten von *Comarum* und *Saxifraga granulata*, wahrscheinlich auch bei *Yucca* und *Campanula*, ist jedoch der vereinfachte Blütenbau offenbar durch mangelnde Nahrungszufuhr entweder für das Individuum im Ganzen oder für die zuletzt entwickelten Blüten hervorgerufen. Besonders instruktiv sind in dieser Hinsicht die für ärmliche äussere Lebensbedingungen in hohem Grade empfindlichen annuellen *Papaveraceen*. Bei Arten, welche bei reichlicher Nahrungszufuhr grosse, prachtvolle und stark polyandrische Blüten besitzen, fallen, wenn zahlreiche Individuen zusammen in Töpfen mit magerer und unzulänglich bewässerter Erde gezogen werden, immer mehr von den inneren Staubblättern weg, während zugleich die Kronblätter bedeutend an Grösse abnehmen. Bei ausgeprägten Hungerkulturen wird die Zahl der Androecealglieder noch geringer, und sie können zuletzt ganz verschwinden. Gleichzeitig hiermit schreitet die Reduktion der Krone fort, doch nicht ganz einfach so, dass die Petalen zu minimaler Grösse herabsinken um zuletzt ganz zu verschwinden, sondern so dass sie einen Staminisierungsprozess durchlaufen, der mit ihrer Umwandlung in typische Staubblätter endet; erst nachdem diese Metamorphose durchgeführt ist, tritt in extremen Fällen wirkliche Apetalie ein, indem in erster Reihe die Pseudo-Stamina verschwinden, welche den inneren Kronkreis vertreten, und zuletzt auch die anderen. — Wenigstens was die *Papaveraceen* betrifft, von denen ich ein reichliches Versuchsmaterial zur Verfügung gehabt, ist es mit voller Sicherheit erwiesen, dass die Staminisierung der Kronblätter, welche vor ihrem Verschwinden eintritt, durchaus keine zufällige Erscheinung ist, sondern eine unter den

<sup>1</sup> Bei *Fuchsia procumbens* ist sowohl der Kelch wie das Hypanthium auswendig grün. Die Innerseite der Kelchblätter ist jedoch kräftig rotbraun, und da der Blütenstiel hier nicht hängend ist, wie bei fast allen den übrigen Arten, sondern ganz aufrecht, und da die Kelchblätter ausserdem zurückgeschlagen sind, so dass die Innerseite nach aussen kehrt, so wird die Blüte doch ziemlich augenfällig.

soeben angegebenen Verhältnissen regelmässig eintretende Metamorphose. Dasselbe scheint mit *Myosurus* der Fall zu sein.

Wie ist nun diese Metamorphose zu erklären? In mehreren von den zuletzt erwähnten Fällen tritt dieselbe, wie oben angedeutet, erst ein nachdem alle oder fast alle die eigentlichen Androecealglieder verschwunden, und so ist der Vorgang vielleicht auch bei *Eualchemilla* gewesen. In solchen Fällen kann die Staminisierung der Kronblätter offenbar von biologischer Bedeutung sein, indem hierdurch ein Ersatz für das verschwundene Androeceum gewonnen wird. In anderen Fällen, z. B. bei *Papaver hybridum*, konstatiert man jedoch die betreffende Umwandlung schon in Blüten, wo noch eine absehbare Anzahl von Staubblättern (12—16) vorzufinden ist, und bei *Fuchsia*, wo die Rückbildung der Krone sich aus früher angegebenen Gründen auch als ein Staminisierungsprozess auffassen lässt, spielt sich dieser ohne irgendwelche Reduktion des eigentlichen Androeceums ab; in ähnlicher Weise verhalten sich übrigens u. a. *Gagea* und *Comarum*. Die Staminisation der Kronblätter lässt sich also nicht von dem soeben erwähnten biologischen Gesichtspunkte aus erklären, d. h. als eine Folge weitgehender Reduktionen innerhalb des Androeceums. Dies scheint mir auch durch das Verhalten der am stärksten reduzierten Individuen in einer Hungerkultur von *Papaver Rhoeas* bekräftigt. Bei ihnen waren die beiden äusseren Petalen in Staubblätter umgewandelt; auch die inneren Kronblätter waren durchgehend in Sexualblätter umgebildet, bei den meist beeinflussten Individuen jedoch nicht in männliche sondern in weibliche, und dieses dem zu Trotz, dass sich ein wohlentwickeltes (zwar bloss dimeres) Pistill im Zentrum der Blüte befand.

Die einzige befriedigende Erklärung der Tatsache, dass die Kronblätter, auch in den dieser Gruppe angehörenden Fällen, vor ihrem Verschwinden in der Gestalt von Staubblättern auftreten, scheint mir die zu sein, dass diese Blattorgane einmal früher als männliche Sexualblätter entwickelt gewesen, und dass die Blüte, indem sie einer allgemeinen Reduktion unterlegen, zu einem entsprechenden primitiven Zustande zurückgekehrt hat.

#### 4. Die Pseudapetalie hat den Charakter spontaner Variation.

Hierher gehören *Capsella*, *Solanum*, *Verbascum* und ohne Zweifel auch *Cardamine*, *Digitalis* und gewisse innerhalb der Gattung *Saxifraga* beobachtete Fälle, möglicherweise auch *Erica*.

In so gut wie allen diesen Fällen hat die Pseudapetalie, nach vorliegenden Literaturangaben und meinen eigenen Beobachtungen zu urteilen, den Charakter einer plötzlich und sprungweise entstandenen Variation, welche nicht durch äussere Bedingungen hervorgerufen scheint und auch nicht in nachweisbarem Zusammenhange mit anderen Veränderungen in der Blüte steht. Diese Art staminaler Pseudapetalie scheint im Ganzen selten zustande zu kommen; bei *Cardamine* und *Verbascum* ist sie also bloss ein einziges Mal beobachtet worden, bei *Digitalis purpurea*

nur zweimal. Dafür scheint aber diese Bildungsabweichung in einem gewissen Grade samenbeständig zu sein. In den Fällen, wo Beobachtungen in dieser Richtung gemacht wurden, wie bei *Capsella* und *Verbascum*, hat es sich nämlich gezeigt, dass sie auf einen gewissen Prozentsatz der Nachkommenschaft übergeführt wird, und der Umstand, dass die im Ganzen seltene dekandrische *Capsella*-Form an gewissen Orten in grösserer Menge angetroffen worden ist, beruht möglicherweise gerade hierauf.

Auch wenn die hier in Rede stehende Art von Pseudapetalie also als eine spontane Variation zu betrachten ist, muss es doch bemerkt werden, dass die Erscheinung in den beiden Fällen, wo sie an einem reichlicheren Blütenmaterial untersucht wurde, zugleich als Anfangsphase eines Reduktionsprozesses hervortritt, der zum Abort der Kronblätter führt. Dies ist nämlich sowohl bei *Verbascum* wie bei *Capsella* unzweideutig der Fall. Die Angabe von MAGNUS, dass bei gewissen Individuen der dekapentandrischen *Saxifraga granulata* die Metamorphose am stärksten in den zuletzt entwickelten Blüten ausgeprägt war, deutet übrigens darauf hin, dass sie auch hier ein Glied in einem solchen Prozess darstellt, und STERN'S Beschreibung der *Sax. virginensis* f. *pentadecandra* zeigt bestimmt in derselben Richtung. Schliesslich ist es durch die Beobachtungen HILDEBRAND'S über *Cardamine pratensis* und *Digitalis ferruginea* sehr wahrscheinlich, dass die Staminisation der Krone hier eine Hemmungserscheinung darstellt. — Wenn auch die Kräfte, die diese Form von Pseudapetalie induzieren, unbekannt sind, scheint also die Erscheinung ihrer Natur nach als eine Reduktion oder Hemmung aufzufassen zu sein, und die Erklärung der Umwandlung der Kronblätter in Staubblätter wird dann ganz natürlich dieselbe wie innerhalb der drei früher behandelten Gruppen, d. h. dass die Blüte zu dem primitiven Zustand zurückgekehrt, wo diese Blattorgane normal die Gestalt männlicher Sexualblätter besaßen.

---

Bei den mit Blüten versehenen Pflanzenformen, die vor der Kreidezeit auftraten, fehlte bekanntlich eine eigentliche Blütenkrone. Gleichwie bei gewissen einfacher organisirten Formen der Jetztzeit bestand ihre Blüte bloss aus Sexualblättern, von denen, falls beiderlei vorhanden waren, die unteren immer männlich waren, und einer schützenden Hülle von hochblattähnlichen Phyllomen. Die Blütenkrone scheint in nächster Verbindung mit der Entwicklung der höheren Insektenordnungen zustande gekommen zu sein. Dem Zeugnis der Palaeontologen zufolge sind tatsächlich die blütenbesuchenden Hymenopteren und Lepidopteren erst während der Jurazeit entstanden, und schon im Laufe der darauf folgenden Kreideperiode erreichten die Angiospermen eine so ausserordentlich reiche Entwicklung, dass man fast sagen könnte, die Vegetation der Erdoberfläche sei während dieser Zeit ganz umgeschaffen.

Man kann sich das Entstehen der Blütenkrone in zwei Weisen vorstellen, entweder indem eine Anzahl innerer Perianthblätter korollinische Beschaffenheit angenommen, oder auch so dass die untersten Sexualblätter (oder Teile derselben) petalisiert worden sind.

Falls die Blütenkrone in ersterwähnter Weise entstanden wäre, so wäre offenbar zu erwarten, dass ihre Blätter infolge regressiver Metamorphose nicht gar zu selten ihre primitive Gestalt von Hochblättern wieder annehmen und also als Sepalen auftreten. Die Beispiele von Sepalodie von Petalen sind jedoch nur wenige, der Mehrzahl nach auch noch recht zweifelhaft. Wie bereits MASTERS (Veg. Terat., p. 282) hervorgehoben, ist nämlich diese Umwandlung in der Mehrzahl von Fällen kaum von den Anfangsstadien der Virescenzerscheinung unterscheidbar, welche sich ja oft auf sämtliche Blattorgane der Blüte erstreckt. Als ein Beispiel beginnender Virescenz dürfte man also, in Übereinstimmung mit PENZIG (Pfl.-Ter., II, p. 127), am richtigsten die von A.-P. & ALPH. DE CANDOLLE (Nouv. Mém. Soc. Helv. d. sc. nat., 1841) beschriebene *Primula Auricula* auffassen, bei der die Krone das Aussehen eines Kelches angenommen. Ein anderes oft angeführtes Beispiel von Sepalodie ist die Anomalie von *Pyrus Malus*, welche unter dem Namen »Pomme de St.-Valéry« geht, und welche u. a. darin besteht, dass in sämtlichen Blüten die Kronblätter sepaloide Ausbildung aufweisen. Da sich jedoch diese Form zugleich dadurch auszeichnet, dass die Staubblätter mehr oder weniger in Karpiden umgewandelt sind, so scheint es höchst zweifelhaft, ob sie sich als ein Beispiel reiner Sepalodie auffassen lässt. Dasselbe gilt augenscheinlich der von EICHLER (Ver. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandbg., XXI, Sitz.-ber., p. 105) beschriebenen *Campanula Medium* und dem von ihm (l. c., p. 106) erwähnten *Pyrus communis*, da in beiden diesen Fällen ein oder mehrere Kronenkreise innerhalb dessen, welcher sepaloide Ausbildung zeigte, vorhanden waren. Die von PENZIG (Pfl.-Ter., II, p. 385) erwähnte Anomalie von *Gladiolus gandavensis*, welche darin besteht, dass die drei inneren Perianthblätter nicht bloss untereinander gleich sind, sondern auch mit den drei äusseren übereinstimmen, wird von PENZIG selbst als eine Pelorienbildung aufgefasst, und übrigens ist zu bemerken, dass in diesem Falle die beiden Hüllkreise nicht sepaloide sondern korollinische Ausbildung besitzen. Dasselbe gilt auch von *Galanthus*, bei welchem die Blätter des inneren Hüllkreises zuweilen mit denen des äusseren übereinstimmen. Was schliesslich das Verhältnis betrifft, dass bei gewissen *Ranunculus*-Arten, wie *R. cassubicus* und *auricomus*, alle oder einige Kronblätter zuweilen als Sepalen ausgebildet sind, so ist in erster Reihe hervorzuheben, dass die sogen. Kronblätter bei *Ranunculus* unzweifelhaft als in Nektarien und zugleich auch in Schauapparat umgewandelte Staubblätter aufzufassen sind, und weiter dass es sich hier um eine Pflanzengruppe handelt, wo die Differenzierung der Blätter der Blütenhülle sehr unvollständig ist; auch zwischen Hüll- und Androecealblättern können ja übrigens innerhalb dieser Gruppe alle möglichen Übergänge vorkommen (*Nymphaea* u. s. w.).

Falls die Blütenkrone durch Umwandlung hochblattähnlicher Hüllblätter ent-

standen wäre, so wäre auch zu erwarten, dass bei Formen, die entomophilen Pflanzengruppen angehören, selbst aber zur Anemophilie übergegangen sind, die Blätter des Kronenkreises jene Gestalt wieder annähmen und sich also in Sepalen umbildeten; man würde auch erwarten, dass dasselbe bei Pflanzenindividuen überhaupt oder bei einzelnen Blüten eintreffen könnte, wo ungünstige äussere Bedingungen oder meiomere Veränderungen im Bauplan hemmend auf die Ausbildung typischer Petalen eingewirkt haben. — Die Anemophilen, welche mit Sicherheit von entomophilen und heterochlamydeischen Formen herkommen und zugleich die Blätter des Kronkreises beibehalten haben, sind hauptsächlich folgende: gewisse Arten der Gattung *Artemisia* und der Gruppe *Ambrosinae* unter den Compositeen, *Plantago* und *Litorea*, *Phillyrea* (anemophil nach KERNER, Pflanzenleben, Ed. I, Bd. II, p. 136) und gewisse *Fragaria*-Arten, *Coriaria*, *Halorrhagidaceae*, *Vitis*, *Silene Otites* (anemophil nach LOEW, in ENGL. & PR., Natürl. Pfl.-Fam., III. 5, p. 437). Bei der Mehrzahl von diesen ist die Krone sehr unansehnlich sowohl durch ihre geringe Grösse als ihre schwache Färbung, und bei einigen von ihnen ist sie offenbar im Verschwinden begriffen; im übrigen ist sie aber bei keiner dieser Formen so beschaffen, dass man sagen könnte, ihre Blätter seien zu Sepalen umgebildet oder ständen im Begriff vor ihrem Abort in solche überzugehen. Vielleicht ist hier beizufügen, dass die zum grössten Teil anemophilen Juncaceen nach BUCHENAU nicht als reduzierte Liliaceen zu betrachten sind, sondern als im Verhältnis zu diesen primitive Formen. — Sepalodie von Petalen scheint auch nicht bei meiomeren Veränderungen in der Blüte oder in Verbindung mit Reduktionen, die durch karge äussere Lebensbedingungen hervorgerufen sind, zustande zu kommen. Jedenfalls kenne ich keine Beispiele hiervon. Wenn eine 3 + 3-blättrige Hülle in eine 3 + 2-blättrige übergeht, kann dies so vorsichgehen, dass ein Kronblatt mit einem Kelchblatt verschmilzt und einen halb sepaloiden Rand an diesem bildet. Es kann dann aussehen, als ob ein Kronblatt im Begriff stünde, in ein Kelchblatt umgewandelt zu werden; tatsächlich verhält es sich aber so, dass, falls das Schlussprodukt des Vereinigungsprozesses ein Kelchblatt wird, dieses durch das Aufgehen des Kronblattes in ein vorher befindliches Sepalum entstanden, und keineswegs durch dessen Umwandlung in ein solches.

In der hier vorliegenden Arbeit haben wir hingegen zahlreiche Beispiele davon gesehen, dass Kronblätter in Staubblätter umgewandelt werden. In der weit überwiegenden Mehrzahl von Fällen ergibt es sich, dass diese Metamorphose entweder damit in Verbindung steht, dass die Krone (infolge von Anemophilie) überflüssig geworden, oder darauf beruht, dass rein äussere Umstände oder Strukturveränderungen in einzelnen Blüten auf die Entwicklung wirklicher Petalen hemmend eingewirkt; auch in den verhältnismässig wenigen Fällen, wo die betreffende Erscheinung als spontane Variation hervortritt, besitzt sie den Charakter eines Hemmungsphänomens. Da also die Staminisation der Kronblätter unter Verhältnissen zustande kommt, die denen ganz entgegengesetzt sind, welche man sich als die Entwicklung einer Blütenkrone veranlassend oder

begünstigend vorstellen muss, so scheint die Auffassung, dass sie einen Rückschritt zu einem primitiven Zustand darstellt, vollkommen berechtigt zu sein. Irgendwelche andere ganz befriedigende Erklärung der fraglichen Erscheinung scheint sich jedenfalls schwerlich finden zu lassen, und der Umstand, dass die Metamorphose oft eine deutliche Neigung zur Fixierung zeigt (es mag wiederum nicht bloss an *Neviusia*, *Coleogyne*, *Cercocarpus*, *Macleaya*, *Bocconia* und *Alchemilla* erinnert werden, wo sie überall vollkommen konstant ist, sondern auch an *Capsella*, *Verbascum* und *Saxifraga virginensis*, wo sie in einem gewissen Grade samenbeständig ist), sowie dass sie unter gewissen Bedingungen oft regelmässig eintritt (*Papaveraceae* u. s. w.), kann nur die Richtigkeit der hier gegebenen Deutung bekräftigen. Durch die staminale Pseudapetalie scheint somit zum ersten Mal eine wirkliche, und dazu noch eine recht kräftige Stütze für die Auffassung, dass die Blütenkrone durch Umwandlung männlicher Sexualblätter entstanden ist, vorgebracht zu sein.

Es scheint mir auch höchst wahrscheinlich, dass sich die staminale Pseudapetalie als eine weit häufigere Erscheinung herausstellen wird, als die Zahl der in dieser Arbeit angegebenen Fälle unter die Hand zu geben scheint. Es mag nur daran erinnert werden, wie allgemein sie sich unter den Papaveraceen verbreitet gezeigt, obgleich kaum ein einziger Fall derselben aus dieser Familie in der Literatur erwähnt gewesen.

Im Gegensatz hierzu und wegen der von ČELAKOVSKÝ ausgesprochenen Ansicht, dass alle Perianthien als Umbildungen von Staubblättern zu betrachten seien, mag schliesslich hervorgehoben werden, dass man keine ganz einwandfreie Beispiele davon kennt, dass grüne Sepalen oder gefärbte äussere Perianthblätter sich in Staubblätter umwandeln können.

## Verzeichnis der erwähnten Gattungen.

- Acæna 51.  
Agrimonia 34, 52.  
Agrostemma 23, 53.  
Alchemilla 3, 13, 53, 54, 58.  
Aremonia 34.  
Argemone 28.  
Artemisia 57.  
Asphodelus 15, 50.  
  
Boeckonia 27, 50, 51, 58.  
  
Campanula 48, 53, 56.  
Capsella 29—32, 54, 55, 58.  
Cardamine 32, 54, 55.  
Cattleya 19—20.  
Cerasus 13.  
Cercocarpus 11—14, 50, 51, 58.  
Colchicum 15.  
Coleogyne 8—11, 50, 51, 58.  
Comarum 33, 52, 53, 54.  
Coriaria 57.  
Crocus 19, 50.  
  
Daucus 41, 53.  
Dendrobium 19—20.  
Digitalis 47, 54, 55.  
  
Erica 42, 54.  
  
Filipendula 13.  
Fraxinus 57.  
Fuchsia 35—41, 53, 54.  
Gagea 16, 52, 53, 54.  
Galanthus 18, 56.  
  
Gentiana 42.  
Gladiolus 56.  
Glaucium 28.  
  
Hagenia 13.  
Hemerocallis 16, 50.  
Hyacinthus 17, 50.  
  
Iris 19.  
  
Kalmia 42, 50.  
Kerria 6, 7, 13, 50.  
  
Lepidium 32.  
Litorella 57.  
Litsæa 27, 50.  
Lycium 43, 50.  
  
Macleaya 27, 50, 51, 58.  
Margyricarpus 51.  
Maxillaria 21, 52.  
Meconella 28.  
Melilotus 34, 50.  
Mesembryanthemum 4.  
Monarda 42, 50.  
Myosurus 23, 53, 54.  
  
Narcissus 18.  
Neottia 22.  
Neviusia 6—8, 50, 51, 58.  
Nymphæa 4, 56.  
  
Ophrys 22.  
Orchis 21, 53.  
Ornithogalum 17, 50.  
  
Papaver 28, 54.  
Phajus 19—21, 52.  
Phalænopsis 19—20.  
Phaseolus 34.  
Phillyrea 57.  
Plantago 57.  
Platystemon 28.  
Potentilla 34.  
Primula 56.  
Pursbia 11, 13, 50.  
Pyrus 56.  
  
Ranunculus 24—27, 56.  
Rhodotypus 8, 9, 13, 50.  
Roemeria 28.  
  
Sanguinaria 28.  
Sanguisorba 51.  
Saxifraga 32, 53, 54, 55, 58.  
Silene 57.  
Solanum 43, 54.  
Staphylea 34.  
Stephanandra 13.  
  
Trichopilia 19—20.  
Tulipa 17, 50.  
  
Verbascum 43—47, 54, 55, 58.  
Vitis 57.  
  
Yucca 18, 53.  
  
Zygopetalum 19—20.
-





# SKÅNES ZOOCECIDIER

ETT BIDRAG TILL KÄNNEDOMEN OM SVERIGES GALLBILDANDE  
FLORA OCH FAUNA

AF

OTTO GERTZ



LUND  
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG  
OTTO HARRASSOWITZ

Föredragen i K. Fysiografiska Sällskapet den 7 November 1917.

LUND 1918  
HÅKAN OHLSSONS BOKTRYCKERI

Cecidologien har under de senaste årtiondena omfattats med ökad intresse. Särskildt de genom djurorganismer förorsakade gallbildningarna (zoocecidier) hafva blifvit systematiskt beskrifna i större, sammanfattande verk, hvilka gifva en öfverblick öfver deras växlande, på olika växtarter uppträdande former. I och med dessa, hufvudsakligen af KIEFFER, SCHLECHTENDAL, HIERONYMUS, HOUDARD, ROSS och RÜBSAAMEN författade arbeten har det också blifvit möjligt att, oberoende af en rent zoologisk undersökning af de cecidierna framkallande organismerna (cecidozoerna), bestämma flertalet sådana bildningar efter deras botaniskt morfologiska karaktärer. Vår kännedom om cecidologiens från såväl botanisk som zoologisk synpunkt viktiga disciplin har ytterligare befordrats genom de sista årens hufvudsakligen af HOUDARD, KÜSTER och MAGNUS utförda undersökningar öfver cecidiernas anatomi, fysiologi och etiologi.

Utlandets cecidologiska litteratur har redan nått ett betydande omfång. HOUDARDS litteraturförteckning, som sträcker sig till och med år 1912, upptager sålunda nära 1,400 nummer, och den af THOMAS utarbetade bibliografi, som lämnats öfver cecidologisk litteratur i RÜBSAAMENS stora, under utgifning varande standardverk »Die Zooecidien Deutschlands», omfattar (intill år 1906) öfver 2,900 arbeten.

I jämförelse härmed är den litteratur, som behandlar Sveriges zoocecidier obetydlig. De första uppgifterna gå emellertid tillbaka till tiden före LINNÉ, till den botaniska patristikens tidehvarf. Vi träffa nämligen sådana redan i arbeten af FRANK, TILLANDZ, PALMBERG, BROMELIUS, RUDBECK, STOBÆUS och CELSIUS. Såsom jag på annat ställe (GERTZ, V, VII, XI) närmare utredt, voro redan före LINNÉ ett 10-tal zoocecidier kända från vårt land och i litteraturen omnämnda, ehuru man på vetenskapens dåvarande ståndpunkt ännu icke kunde i samtliga fall ha sig deras natur af zoogena bildningar bekant<sup>1</sup>.

LINNÉ var emellertid den förste, som egnade zoocecidier ett mera ingående studium. Från LINNÉ, som får betecknas som den egentlige grundläggaren af den cecidologiska forskningen i Sverige, härrör ett betydligt antal uppgifter om å växter

---

<sup>1</sup> Viktigast bland dessa prelinéanska uppgifter är utan tvifvel STOBÆI beträffande *Hieracium myophorum*, hvarmed man då betecknade cecidiet af *Aulacidea hieracii* BOUCHÉ å *Hieracium muro-rum*. Denna gallbildning beskrefs år 1723 af STOBÆUS från Östra Sallerup i Skåne (GERTZ, IV, VII).

uppträdande gallbildningar. I flera af dessa meddelas därjämte beskrifning öfver cecidozoerna. Ehuru det icke torde kunna betvivlas, att LINNÉs uppgifter i ett och annat fall stödjä sig på undersökningar af tidigare forskare, såsom af RÉAUMUR och RAJUS, är det å andra sidan obestridligt, att de flesta utgöra resultatet af hans egna iakttagelser och sålunda beteckna af LINNÉ själf gjorda fynd. Det senare framgår nämligen tydligt af de uppgifter, LINNÉ lämnat angående cecidier i berättelserna öfver sin lappländska, öländska, västgöta och skånska resa. Den närmare undersökning, jag från cecidologisk synpunkt egnat dessa LINNÉs arbeten äfvensom hans rent floristiska och faunistiska verk, har gifvit vid handen, att icke mindre än 45 säkert bestämbara zoocecidier iakttagits af LINNÉ på skilda ställen i vårt land<sup>1</sup>. LINNÉ omnämner därjämte ett par andra deformationer, hvilka befunnits vara mykocecidier. Min undersökning öfver ifrågavarande, i den svenska cecidologiens historia viktiga skede föreligger redan i tryckfärdigt manuskript och kommer framdeles att offentliggöras.

Efter LINNÉ gick studiet af zoocecidierna i det stora hela tillbaka i vårt land. Som betydelsefulla bidrag äro dock att nämna undersökningarna af DE GEER och ELIAS FRIES. Den senare undersökte närmare de å olika växtarter uppträdande s. k. *Erineum*- och *Phyllerium*-formerna (bladgrus och bladludd), hvilka FRIES emellertid — liksom före honom den engelske forskaren PERSOON — tydde såsom parasit-svampar. FRIES anför 14 dylika bildningar från vårt land<sup>2</sup>. Vidare förtjäna att nämnas WAHLBERG<sup>3</sup>, SUNDEVALL<sup>4</sup>, DAHLBOM<sup>5</sup>, ZETTERSTEDT samt från senare tid THOMSON<sup>6</sup>. De tre sistnämnda forskarna, hvilkas entomologiska undersökningar äro

<sup>1</sup> LINNÉs samtida, kemisten och mineralogen TORBERN BERGMAN synes hafva varit den förste i vårt land, som anträffat och beskrifvit cecidiet af *Cynips* [*Andricus*] *quercus corticis* L. En annan samtida till LINNÉ, prof. JOHAN LECHE i Åbo, beskref och afbildade cecidiet af *Cynips quercus baccarum* L. (= *Neuroterus lenticularis* OLIV.).

<sup>2</sup> I *Observationes mycologicae* (första delen, p. 218 ff.) omnämnas sålunda *Phyllerium sorbeum*, *Ph. acerinum*, *Ph. tiliaceum*, *Ph. pyrinum*, *Ph. Gei*, *Erineum purpureum*, *E. betulinum*, *E. padineum*, *E. acerinum*, *E. populinum*, *E. alneum*, *E. platanoideum* samt såsom tillägg (andra delen af samma arbete, p. 371) *Phyllerium Rubi* och *Erineum lacteum*.

<sup>3</sup> Från WAHLBERG härrör en uppgift angående förekomsten af *Juncus articulatus* L. f. *vivipara* i Göteborgstrakten. Nämnda art, hvilken redan tidigare beskrifvits af OLOF RUDBECK och LINNÉ, utgör en af *Livia juncorum* LATR. framkallad deformation å *Juncus articulatus*.

<sup>4</sup> »Eken hyser 7 mig bekanta, bestämdt olika arter *Cynipes*, hvaraf 4 hafva sina galläpplen på bladen, en i knopparna, en på de finare qvistarna och en på barken». (SUNDEVALL, p. 12).

<sup>5</sup> I sitt arbete 1837 nämner DAHLBOM i korthet galler, förorsakade af följande djurarter: *Livia juncorum* LATR., *Aphis* [*Myzus*] *ribis* SCHRANK, *Aphis* [*Tetraneura*] *ulmi* L., *Cynips* [*Rhodites*] *Rosæ* L. (sömntorn) och *Cynips* [*Dryophanta*] *quercus folii* L. (ekäpplen). Utförligare uppgifter föreligga i ett senare arbete (1847), där DAHLBOM beskrifver fyra cecidier, härrörande af *Nematus riminalis* (= *Pontania salicis* CHRIST.), *Nematus Amerinæ* (= *Cryptocampus medullarius* HARTIG), *Nematus Capreæ* (= *Pontania proxima* LEPEL.) och *Nematus intercus* (sannolikt identisk med *Pontania pedunculii* HARTIG).

<sup>6</sup> De i THOMSONS arbete »Skandinaviens Insekter» (1862) omnämnda gallbildningarna förorsakas af följande insektarter: *Livia juncorum* LATR., *Aphis* [*Myzus*] *ribis* L., *Aphis* [*Schizoneura*] *lanuginosa* HARTIG — ifrågavarande cecidium torde dock sannolikt icke förekomma i Sverige —, *Aphis* [*Penphigus*] *bursaria* L. — värdväxten uppgifves här felaktigt vara asp i stället för poppel —, *Aphis* [*Tetraneura*] *ulmi* L., *Chermes* [*Adelges*] *abietis* KALT., *Chermes* [*Adelges*] *viridis* RATZ., *Cynips*

af högt vetenskapligt, bestående värde, hafva emellertid i allmänhet bedrifvit studiet af gallbildningarna mera som en bisak i anslutning till sina rent systematiska forskningar. Visserligen omnämnas — och, såsom af bifogade noter framgår, på icke få ställen i deras arbeten — vid redogörelsen för Sveriges cecidiebildande insekter de genom dem förorsakade cecidierna, men uppgifterna härom äro i allmänhet helt kortfattade och anföras blott i förbigående, ofta utan närmare angifvande af vare sig fyndorterna eller af de värdväxter, å hvilka de träffats.

Först under det sista decenniet hafva vårt lands zoocecidier studerats mera ingående, och man har därvid i högre grad än tidigare undersökt dessa bildningar från botaniskt morfologisk samt från växt- och djurgeografisk synpunkt. Viktigast bland dessa undersökningar äro utan fråga trenne af LAGERHEIM — delvis tillsammans med PALM — utarbetade botaniska afhandlingar, i hvilka hufvudsakligen de baltiska öarnas och Bohuslans zoocecidier beskrifvits. Särskildt uppgifterna om fyndorter äro i LAGERHEIMS arbeten noggranna och detaljerade. Vidare har TULLGREN i sin afhandling »Aphidologische Studien» utförligt redogjort för ett antal genom aphider förorsakade gallbildningar och likaledes därvid anført fyndorterna för desamma. Så är också fallet med de cecidologiska uppgifter, som träffas i ett af WAHLGREN nyligen utgifvet djurgeografiskt arbete öfver Öland, äfvensom beträffande en undersökning, jag meddelat öfver några lappländska zoocecidier (GERTZ, VIII). Ytterligare kunna här nämnas några mera enstaka, speciella iakttagelser af cecidologisk natur, om hvilka notiser föreligga i uppsatser af MÖLLER<sup>1</sup>, REUTER, GUINCHARD, AURIVILLIUS<sup>2</sup>, LUNDSTRÖM, ANDERSSON, TRYBOM, ERIKSSON,

[*Dryophanta*] *quercus folii* L., *Cynips* [*Andricus*] *ramuli* L., *Rhodites rosæ* L., *Aulax rhoeadis* (= *Aulax papaveris* PERRIS), *Cecidomyia* [*Mikiola*] *fagi* HARTIG och *Cecidomyia juniperi* (= *Oligotrophus juniperinus* L.).

I ett annat arbete från samma år nämner THOMSON cecidier af *Nematus saliceti* FÖRST. (= *Pontania salicis* CHRIST.) och *Nematus ischnoceros* THOMS. (= *Pontania viminalis* HARTIG) på *Salix*-arter.

Ytterligare uppgifter om cecidier möta i THOMSONS »Öfversigt af Sveriges *Cynips*-arter» (1877). Här nämnas följande: på ek *Dryophanta folii* L., *Dr. longiventris* L., *Cynips gemmae* L. (= *Andricus fecundator* HARTIG), *Cynips* [*Andricus*] *globuli* HARTIG; på *Artemisia* [*campestris*] *Aulax artemisiae* SAXES., på *Hieracium* [*murorum*] *Aulax foveiger* THOMS., på *Tragopogon* [*pratensis*] *Aulax* [*Aulacidea*] *tragopoginis* THOMS., på *Potentilla reptans* *Xestophanes foveicollis* THOMS., på *Rubus* [*caesi*us] *Diastrophus rubi* HARTIG och på *Valerianella olitoria* *Aulax* [*Cecconia*] *valerianellae* THOMS.

<sup>1</sup> MÖLLER omtalar 13 gallbildningar, ur hvilka han utkläckt och bestämt däri förekommande cecidozoer och inkviliner. Ifrågavarande cecidier — bland dem uppgifvas 11 vara från Skåne — härröra af följande insektarter: på ek *Cynips* [*Dryophanta*] *folii* L., *Cynips* [*Dryophanta*] *longiventris* HARTIG, *Cynips terminalis* L. (= *Biorrhiza pallida* OLIV.), *Cynips gemmae* L. (= *Andricus fecundator* HARTIG), *Cynips* [*Neuroterus*] *baccarum* L., *Trigonaspis crustalis* HARTIG (= *megaptera* PANZER), *Andricus inflator* HARTIG, *Andricus curator* HARTIG och *Andricus ramuli* L.; på *Glechoma hederacea* *Aulax Glechomae* L., på *Hieracium umbellatum* *Aulax foveiger* THOMS., på *Rosa canina* s. k. Bedeguar (= *Rhodites rosae* HARTIG) samt på *Salix caprea* *Nematus pentandrae* THOMS. (= *Cryptocampus medullarius* HARTIG). (Sannolikt föreligger felskrifning beträffande sistnämnda värdväxt, hvilken torde hafva varit *Salix pentandra*).

<sup>2</sup> De af AURIVILLIUS i skilda notiser anförda zoocecidierna äro följande: å *Phragmites communis* *Cecidomyia* [*Perrisia*] *inclusa* FRAUENF., på ek *Teras terminalis* HARTIG (= *Biorrhiza pallida* OLIV.), å *Rosa canina* *Rhodites rosarum* GIRAUD, å *Fraxinus excelsior* *Cecidomyia* [*Perrisia*] *fraxini* KIEFF. samt å *Plantago maritima* *Mecinus collaris* GERMAR.

HENNING, NILSSON-EHLE, BOHLIN, LAMPA, TULLGREN, WIBECK, SKÅRMAN och TRÄGÅRDH. Några få uppgifter beträffande svenska zoocecidier och deras förekomst hafva vidare lämnats i utländska arbeten af THOMAS, MAGNUS, HIERONYMUS och BAUDYS.

Förutom recenta zoocecidieformer, hvarom ofvan varit fråga, äro från vårt land en del fossila, i kalktuffer och torfmossaflageringar funna cecidier kända. För dessa har jag redogjort i tvenne tidigare uppsatser (GERTZ, III, X).

Med dessa uppgifter torde omfattningen af den cecidologiska litteratur, som berör Sverige, vara angifven.

Hvad beträffar Danmark, har en öfversikt af där förekommande zoocecidier lämnats redan år 1896 af SOPHIE ROSTRUP. Från de senare åren äro att anteckna ytterligare bidrag till landets cecidologi af ROSTRUP, BOAS, JØRGENSEN, NIELSEN, HENRIKSEN och BAYER. Sistnämnde forskare har egnat Bornholms zoocecidier en ingående undersökning. Vidare kunna nämnas BOIE, WARMING, MEINERT, BORRIES, ANDERSEN och ENGELHART, af hvilka enstaka uppgifter om danska zoocecidier föreligga i litteraturen.

Beträffande Island hafva några där funna zoocecidier beskrifvits af mig i en år 1915 offentliggjord uppsats (GERTZ, IX).

Norge synes vara mindre undersökt. Så vidt jag af den föreliggande litteraturen kunnat finna, hafva undersökningar öfver detta lands zoocecidier endast anställts af FRAUENFELD, LÖW, TRAIL, KJÆR, SPARRE SCHNEIDER, SCHØYEN och MASSALONGO.

I Finland hafva de af eriophyider härrörande gallbildningarna utförligt beskrifvits af LINDROTH. Jämte dessa och andra af LINDROTH anställda undersökningar äro emellertid att nämna cecidologiska iakttagelser af O. M. REUTER och E. REUTER äfvensom mera speciella, enstaka uppgifter af en hel rad af forskare, såsom BRENNER, SAHLBERG, LINDBERG, HISINGER, ELEVING, POPPIUS, LIRO, WUORENTAUS, FORSIUS och LINNANIEMI.

Sedan mer än 15 år tillbaka har jag på lediga stunder egnat mig åt cecidologiska studier. I min år 1906 utgifna anthocyanmonografi publicerade jag några undersökningar öfver gallbildningars anatomi, undersökningar, hvilka emellertid då hufvudsakligen voro inriktade på frågan om anthocyans utbredning och topografi i ifrågavarande delar. Redan tidigare hade jag emellertid haft min uppmärksamhet fäst vid förekomsten och utbredningen af gallbildningar öfver hufvud i vårt land. Vid mina särskildt under de sista tio åren inom Skåne företagna botaniska exkursioner har jag samlat ett omfångsrikt cecidologiskt material och protokollfört såväl de gallformer jag anträffat som fyndorterna för desamma. Då vår botaniska litteratur saknar ett sammanfattande arbete öfver Skånes zoocecidier, har jag funnit det lämpligt att här offentliggöra en kortfattad öfversikt öfver de former af sådana, jag träffat inom provinsen. Förteckningen, hvilken väsentligen utarbetats på grundvalen af mina exkursionsanteckningar, kan af lätt insedda skäl icke göra anspråk på fullständighet. Det är emellertid min afsikt att framdeles, då jag hunnit slutföra min undersökning af vårt lands offentliga herbarier, äfvensom af några privata

större växtsamlingar — en undersökning, som jag för flera år sedan påbörjat, — lämna en redogörelse för de viktigare zooceciderna och deras utbredning inom vårt land i dess helhet, hvarvid jag hoppas kunna meddela ytterligare bidrag äfven till provinsen Skånes cecidologi.

Vid uppställningen af föreliggande öfversikt har jag — i enlighet med den princip, som ligger till grund för HOUARDS stora cecidologiska handbok, — anfört cecidierna under resp. värdväxter. De senare hafva ordnats familjevis efter Lunds botaniska Förenings förteckning öfver Skandinaviens kärlväxter (sista upplagan, 1917), hvilket arbete jag också begagnat som norm med afseende på nomenklaturen<sup>1</sup>. För cecidozoerna åter har jag använt de namn, under hvilka ifrågavarande former återfinnas hos HOUARD. Olika, å en och samma värdväxt bundna cecidieformer anföras likaledes i den ordningsföljd, de hafva i nämnda cecidologs arbete. Detta verk torde nämligen en längre tid framåt komma att utgöra den vid cecidologiska undersökningar följda normalförteckningen. Genom att efter beskrifningen för hvarje anfördt cecidium hänvisa till det nummer, hvarmed detsamma af HOUARD betecknats, har jag sökt att mera bestämdt angifva, med hvilken tidigare bekant gallform det beskrifna befunnits identiskt. På de ställen, där så varit lämpligt, hafva vissa inom cecidologien häfdvunna, af PERSOON, ELIAS FRIES, BREMI och KUNZE gifna beteckningar, såsom *Erineum*, *Phyllerium*, *Legnon*, *Ceratoneon*, *Cephaloneon* jämte andra, bifogats. Därjämte må nämnas, att jag vid affattandet af den speciella redogörelsen i flera fall begagnat mig af den korta och träffande formulering, som LAGERHEIM lämnat i sina cecidologiska arbeten.

Då en öfversikt öfver cecidozoernas system synts mig önskvärd, har jag meddelat en sådan efter redogörelsen för cecidierna.

Bland de i föreliggande afhandling nämnda skånska fyndorterna är det flera, som blifvit endast obetydligt undersökta. Dessa anföras dels efter mina anteckningar vid tidigare exkursioner, dels efter fyndortsbeteckningar å cecidieförande herbarieväxter (särskildt i Lunds botaniska Institutions, Lunds botaniska Förenings och Malmö läroverks herbarier), som jag haft tillfälle att granska i detta hänseende, dels slutligen efter uppgifter af amanuenserna H. CHRISTOFFERSSON och H. GRANVIK samt stud. J. GUSTAFSSON (Lund), som välvilligt ställt till mitt förfogande af dem insamladt cecidiematerial. Ytterligare några uppgifter hänföra sig till museisamlingarna å härvarande Entomologiska Institution.

Mera ingående har jag emellertid undersökt flera större områden inom provinsen. Dessa äro 1) trakten kring Skurup i provinsens södra del (Beddinge, Bingsmarken, Dybeck, Sjörup, Hassle Bösarp, Dalaled, Skurup, Svaneholm, Sand-

<sup>1</sup> Då ifrågavarande namnförteckning upprättats i enlighet med de vid Wienerkongressen 1905 antagna reglerna, afvika de där och i föreliggande arbete använda namnen flerstädes från dem, som hittills begagnats i floristiska arbeten. Beträffande synonymniken lämnar emellertid sagda förteckning upplysning.

åkra, Brodda, Näsbyholm, Kallsjö), 2) trakten kring Malmö och Lund (Limhamn, Malmö, Åkarp, Alnarp, Lomma, Lund, Trolleberg, Söderhvidinge, Dagstorp, Reften, Bökeberg, Torup, Dalby hage), 3) Ringsjötrakten (Stehag, Sjöholmen, Snogeröd, Osbyholm, Hörby), 4) Linderödsåsen (Linderöd, Esphult, Sjörup [Häglings socken], Göinge- och Höglunda), 5) Söderåsen (Röstånga och Skäralid), 6) Ramlösa—Pålsjö-området och 7) Kullaberg. Äfven beträffande de å dessa lokaler förekommande cecidierna torde min förteckning vara i någon mån ofullständig. En del cecidier äro nämligen relativt sällsynta, andra uppträda endast i ett och annat exemplar, så att det ej sällan får tillskrifvas en ren tillfällighet, huruvida de uppmärksammas eller bli förbisedda. Därför är det bekant, att vissa cecidier uppträda i viss mån meteoriskt, i det att de under vissa år kunna förekomma massvis, andra är åter helt sparsamt. Så t. ex. förefunnos de bekanta, å *Quercus robur* uppträdande cecidierna af *Neuroterus lenticularis* OLIV. år 1915 i så enorma massor i Alnarps park, att de vid affallandet mot hösten kunde korgvis uppsamlas under ekarna, medan sådana innevarande år nästan förgäfvos eftersöktes å denna plats.

Till slut vill jag framhålla, att bestämningen af cecidierna utförts på deras botaniskt morfologiska kännetecken. En följd häraf blir emellertid, att en ringa generalisering kommit i något fall att ske, i det att en eller annan, den angifna cecidozoen närstående art måhända kunde komma i betraktande såsom den speciellt cecidiebildande organismen. För en fullt säker bestämning är det tydligen i dylika fall nödvändigt att tillgripa en deskriptivt systematisk undersökning af cecidozoerna från rent zoologisk synpunkt, en undersökning, som emellertid faller utom ramen för detta arbete.

### Polypodiaceae.

*Athyrium Filix femina* (L.) ROTH.

Inrullning mot undersidan och förtjockning af bladspetsen, förorsakade af *Anthomyia signata* BRISCHKE. [HOWARD: 63]. — Skäralid.

### Pinaceae.

*Pinus silvestris* L.

1. Knörliga utväxter på grenarna, förorsakade af *Eriophyes pini* NAL. [HOWARD: 74]. — Skanör, Ramlösa.

2. Hakformigt omböjda skottspetsar med larvgång i märgen: *Evetria buoliana* W. V. [ROSS: 1174]. — Lund, Färlöf (LAMPÅ, II, 64), Ramlösa, Rå.



3. Spolformig ansvällning af grenarna med ensidig beklädnad af lokalt utflytande hartsmassa (hartsgall): *Evetria resinella* L. [HOUARD: 75]. — Alnarp, Esphult, Ramlösa, Kullaberg.

*Picea Abies* (L.) KARST.

1. Ensidiga, kotteliknande, oftast grönfärgade cecidier med breda, sköldformiga barr, hvilka öppna sig med en tvärspringa (ananasgaller): *Adelges abietis* KALT. [HOUARD: 101]. — Ystads sandskog, Bingsmarken, Svaneholm, Näsbyholm, Lindholmen, Bara, Lunds botaniska trädgård, Bjerred, Eslöf, Ringsjötrakten, Hörby, Esphult, Västra Vram, Ramlösa, Kullaberg. — Förekomma allmänt öfver hela provinsen.

2. Liknande deformationer, förorsakade af *Adelges viridis* RATZ. [HOUARD: 102]. — Lund (ROTH).

3. Skottspetsarna ombildade till kotteartade, mindre och radiärt byggda cecidier af gulhvit färg (ananasgaller): *Adelges strobilobius* KALT. [HOUARD: 94]. — Ystads sandskog, Bingsmarken, Svaneholm, Esphult, Ramlösa, Osby, Kullaberg.

*Picea alba* AIT.

Ananasgaller, förorsakade af *Adelges abietis* KALT. [HOUARD: 105]. — Lunds botaniska trädgård.

*Picea obovata* LEDEB.

Ananasgaller, förorsakade af *Adelges abietis* KALT. — Lunds botaniska trädgård.

*Juniperus communis* L.

1. Bärkottarna ansvällda och i spetsen försedda med en tresidig, springformig öppning till följd af fruktbladens ofullständiga sammanväxning; ovula hypertrofierade: *Eriophyes quadrisetis* THOMAS. [HOUARD: 123]. — Dalby hage, Esphult.

2. Skottspetsen ombildad till ett kapselliknande, af tvenne bladkransar uppkommet cecidium (kikbär): *Oligotrophus* sp. — Stenshufvud, Alnarp, Dalby hage, Esphult, Gudmuntorp, Skäralid, Ljungbyhed, Kattarp, Pålsjö (Helsingborg), Kullaberg, Båstad. — Gallbildningen torde vara allmänt utbredd öfver provinsen.

Såsom LAGERHEIM (II) påvisat, äro ifrågavarande cecidier heteromorfa. I Dalby hage har jag anträffat kikbär såväl af typen *Oligotrophus Panteli* KIEFF. [HOUARD: 126], med längre och uppåt starkt afsmalnande spets, som af typen *Oligotrophus* sp. [HOUARD: 127], med mera jämbreda och i spetsen utåtböjda barr.

## Gramineae.

*Alopecurus pratensis* L.

Förkortning och ansvällning af det rödfärgade strået: *Aphis avenae* FABR. [HOUARD: 184]. — Skurup.

*Alopecurus geniculatus* L.

Förkortning och ansvällning af det rödfärgade strået: *Aphis avenae* FABR. — Skurup.

*Agrostis stolonifera* L.

Bladbasen med långsträckta, rödvioletta ansvällningar, förorsakade af *Tylenchus* sp. [HOÜARD: 187]. — Skurup, Dagstorps mosse.

*Avena sativa* L.

Inflorescensen innesluten inom bladslidan, förkortad och spiralformigt hopvindad: *Tarsonemus spirifex* MARCHAL. [HOÜARD: 225]. — Skurup. Uppgifves redan af REH (SORAUER, 101) för Skåne.

*Phragmites communis* TRIN.

1. Spolförmig ansvällning och förkortning af skottaxelns öfre internodier; deformationen förorsakad af en *Lipara*-art, sannolikt *Lipara lucens* MEIGEN. [HOÜARD: 238]. — Cecidiet, som förutom genom de anförda morfologiska kännetecknen utmärker sig genom en karakteristisk anatomisk struktur — utbildning af sklerotiska element i stammens barkparenkym och särskildt i en mörghåligheten beklädande mantel (REIJNVAAN och VAN LEEUWEN) —, har af mig träffats fossilt i Lomma i en torfaflagring från Litorinatiden. Såsom recent är det ännu ej känt från Skåne.

2. Stamleden i skottets spets förkortade samt, liksom bladslidorna, förtjockade och deformerade; mörghåligheten klädd med bruna, abnorma hårbildningar: *Tarsonemus phragmitidis* SCHL. [HOÜARD: 242]. — Svaneholm.

*Dactylis glomerata* L.

Förstoring och förtjockning af småaxen samt virescens af blommorna, förorsakade af *Eriophyes tenuis* NAL. [HOÜARD: 257]. — Skurup, Eslöf, Stehag, Ramlösa, Hammarsjön (Kristianstad).

*Poa pratensis* L.

Knutlika ansvällningar å rötterna, förorsakade af *Tylenchus hordei* SCHØYEN. — Ifvetofta, Råbelöf (HENNING, I, 249), Nybro vid Ystad (å var. *humilis* EHRH.).

*Triticum junceum* L.

Förkortning och förtjockning af skottspetsen till ett spolförmigt cecidium, omgifvet af breda, kraftigt utvecklade bladslidor: *Isosoma graminicola* GIRAUD. [HOÜARD: 308]. — Ramlösa, Rå.

*Triticum repens* L.

Förkortning och förtjockning af skottspetsen till ett spolförmigt cecidium, omgifvet af breda, kraftigt utvecklade bladslidor: *Isosoma graminicola* GIRAUD. [HOÜARD: 312]. — Simrishamn, Ramlösa.

## Cyperaceae.

*Carex contigua* HOPPE.

Fruktgömmen abnormt förstörade och uppblåsta: *Perrisia muricatae* MEADE. [HOÜARD: 362]. — Söderhvidinge.

*Carex vulpina* L.

Fruktgömmen abnormt förstörade och uppblåsta: *Perrisia muricatae* MEADE. [HOÜARD: 361]. — Bingsmarken, Kallsjö.

*Carex arenaria* L.

1. Bruna, aflånga, glänsande cecidier vid stjälkbasen, förorsakade af *Dichrona gallarum* RÜBS. — Lomma, Ramlösa.

2. Kulformig, brungrön uppsvällning af nedre delen af den knappast förlängda utriculus, innehållande en gulaktig cecidomyidlarv. — Cecidiet upptäckt af LAGERHEIM och af honom anträffadt vid Falsterbo och Malen (LAGERHEIM, V, 17).

**Juncaceae.***Juncus lamprocarpus* EHRH.

Blomställningar och vegetativa skott ombildade till rödfärgade, af förstorade slidor bildade bladkvastar (fyllomani och kladomani): *Livia juncorum* LATR. [HOUARD: 397, 403]. — Bingsmarken, Öja, Oxie, Keflinge, Stehag vid Ringsjön, Kells Nöbbelöf, Dufeke barmosse (Halmstads s:n).

*Juncus fuscoater* SCHREB.

Bladkvastar, förorsakade af *Livia juncorum* LATR. [HOUARD: 396]. — Keflinge.

*Juncus supinus* MOENCH.

Bladkvastar, förorsakade af *Livia juncorum* LATR. [HOUARD: 406]. — Esphult.

*Juncus bufonius* L.

Bladkvastar, förorsakade af *Livia juncorum* LATR. [HOUARD: 6338]. — Esphult.

**Juglandaceae.***Juglans regia* L.

Å bladskifvans ofvansida stora, blåsliknande upphöjningar, täckta undertill af långa, hvita hår; cecidiet [*Erineum juglandis* SCHLEICH., *Erineum juglandinum* PERS.] förorsakadt af *Eriophyes tristriatus* NAL. var. *erinea* NAL. [HOUARD: 462]. — Skurup, Hyltarp (Svedala s:n), Arrie, Hvellinge, Lunds botaniska trädgård.

**Salicaceae.***Populus tremula* L.

1. Köttiga, blomkålslikt hopade samlingar af abnorma, rödfärgade knoppar på yngre grenar: *Eriophyes populi* NAL. [HOUARD: 488]. — Kullaberg vid Mölle.

2. Ensidiga, mindre ansvällningar å grenarna med affjällad kork, förorsakade af *Grapholitha corollana* HÜBNER. [HOUARD 6358]. — Näsbyholm, Brodda, Dagstorp.

3. Rundad eller spolförmig förtjockning af centimeterbreda grenar, förorsakad af *Saperda populnea* L. [HOUARD: 489]. — Näsbyholm, Kallsjö, Sandåkra, Brodda, Dalby hage, Dagstorp, Esphult, Sjörup (Häglinge s:n), Ramlösa, Kullaberg, Kristianstad. — Allmän.

4. Ensidig, halfklotformig, i spetsen med hål sig öppnande ansvällning å

yngre skottaxlar: *Harmandia petioli* KIEFF. [HOÜARD: 493]. — Dalby hage, Esp-  
hult, Sjörup (Häglinge s:n).

5. Centimeterlång, svag ansvällning af bladskäftets öfre del, förorsakad af  
*Nepticula argyropeza* ZETT. [HOÜARD: 495]. — Svaneholm, Näsbyholm, Reften, Dags-  
torp, Esphult, Sjörup (Häglinge s:n), Skäralid.

6. Rundad, ärtstor ansvällning å bladskäftet eller vid bladskifvans bas, fram-  
kallad af *Harmandia petioli* KIEFF. [HOÜARD: 497]. — Ystads sandskog, Svaneholm,  
Brodda, Dalby hage, Esphult, Sjörup (Häglinge s:n), Skäralid.

7. Nektarierna vid bladskifvans bas ombildade till oregelmässigt knöliga, röd-  
färgade utväxter: *Eriophyes diversipunctatus* NAL. [HOÜARD: 499]. — Svaneholm,  
Näsbyholm, Sjörup (Häglinge s:n), Skäralid, Ramlösa, Kullaberg.

8. Inrullning af bladkanten utan abnorm hårlighet; deformationen förorsakad  
af *Eriophyid.* [HOÜARD 500]. — Näsbyholm.

9. Inrullning af bladkanten med riklig, abnorm hårbeklädnad: *Perrisia populeti*  
RÜBS. [HOÜARD: 503]. — Dagstorp, Sjörup (Häglinge s:n), Ramlösa.

10. Små, tunnväggiga, röda cecidier på bladskifvans öfversida, hvilka öppna  
sig med en längdspringa undertill: *Harmandia globuli* RÜBS. [HOÜARD: 505]. —  
Svaneholm, Näsbyholm, Dalby hage, Reften, Esphult, Sjörup (Häglinge s:n), Ljung-  
byhed, Ramlösa.

11. Rundade, tjockväggiga, kraftigt rödfärgade cecidier på bladskifvans öfver-  
sida; gallerna, som lifligt erinra om röda vinbär, öppna sig på bladets undersida  
genom en af ringformig vall omgifven längdspringa: *Harmandia tremulae* WINN.  
(= *Harmandia Löwi* RÜBS.). [HOÜARD: 506; ROSS: 1289]. — Reften, Esphult, Sjörup  
(Häglinge s:n), Skäralid, Ljungbyhed, Ramlösa.

12. Rundade, tjockväggiga cecidier på bladskifvans undersida; gallerna, som  
till slut nå storleken af hampfrön, öppna sig på bladets ofvansida med en af myn-  
ningsvall omgifven längdspringa: *Harmandia cavernosa* RÜBS. [HOÜARD: 508]. —  
Näsbyholm, Kallsjö, Hörby, Esphult, Skäralid, Ramlösa. I fossilt tillstånd är ceci-  
diet känt från Benestads kalktuff (GERTZ, III, 536).

13. Små, koniska utväxter på bladskifvans öfversida; undertill motsvarande  
halfklotformig hvälfning: härröra sannolikt af *Lasioptera populnea* WACHT. [HOÜARD:  
512]. — Näsbyholm, Ramlösa.

14. Grönhvita bucklor på bladets öfversida, undertill klädda med hvita, senare  
bruna hår [*Erineum populinum* PERS.]: *Phyllocoptes populi* NAL. [HOÜARD: 514]. —  
Ystads sandskog, Bingsmarken, Falsterbo (LAGERHEIM, V, 11), Svaneholm, Sand-  
åkra, Brodda, Näsbyholm, Kallsjö, Torna Hällestad, Reften, Dagstorp, Torup, Ring-  
sjötrakten, Hörby, Linderöd, Esphult, Sjörup (Häglinge s:n), Skäralid, Ramlösa, Kulla-  
berg. — Allmänt. Har träffats fossilt i Benestads kalktuff (GERTZ, III, 536).

15. Rödt, senare brunt erineum på bladskifvans bägge sidor, förorsakadt af  
*Eriophyes varius* NAL. [HOÜARD: 515]. — Ystads sandskog, Bingsmarken, Näsby-  
holm, Reften, Esphult, Sjörup (Häglinge s:n), Ramlösa, Välluf, Kullaberg. Äfven  
detta cecidium är känt i fossilt tillstånd från Benestads kalktuff (GERTZ, III, 536).

16. Talrika, till pärlbandslika rader förenade blåsor å bladskaftet, förorsakade af *Trichiocampus viminalis* FALLÉN (procecidium)<sup>1</sup>. [HOVARD: 6359]. — Näsbyholm.

*Populus canadensis* MOENCH.

Talrika, till pärlbandslika rader förenade blåsor å bladskaftet, förorsakade af *Trichiocampus viminalis* FALLÉN (procecidium)<sup>2</sup>. — Lunds botaniska trädgård.

*Populus nigra* AIT.

1. Ombildning af knopp, grenparti eller bladskaft till ett pung- eller blåsliknande cecidium af en hasselnöts storlek och med rund eller lineär öppning i spetsen: *Pemphigus bursarius* L. [HOVARD: 523, 529, 533]. — Stehag. Funnet af TULLGREN (III, 122) å poppelarter vid Alnarp.

2. Förtjockning och spiralvridning af bladskaftet, framkallade af *Pemphigus spirothecae* PASS. [HOVARD: 535]. — Malmö (Fridhem).

3. Ombildning af medelnerven till en oval eller elliptisk, blåsformig utstjälpning på bladets öfversida och med springformig öppning undertill: *Pemphigus marsupialis* COURCHET. [HOVARD: 538]. — Lund (TULLGREN, III, 136), Stehag.

4. Inböjning af bladkanten samt sammanvikning och buckling af skifvan, förorsakade af *Pemphigus affinis* KALT. [HOVARD: 541]. — Dalby. Har af TULLGREN (III, 112) anträffats vid Färlöf och Kristianstad.

*Populus nigra* AIT. \* *italica* MOENCH.

1. Ombildning af knopp, grenparti eller bladskaft till ett pung- eller blåsliknande cecidium af en mindre hasselnöts storlek och med rund eller lineär öppning i spetsen: *Pemphigus bursarius* L. [HOVARD: 545, 548]. — Skurup, Klågerup, Lunds stadspark, Ramlösa.

2. Förtjockning och spiralvridning af bladskaftet, framkallade af *Pemphigus spirothecae* PASS. [HOVARD: 549]. — Malmö (Pildammsmarken, stadsparken), Lund (stadsparken), Lomma, Bjerred, Ramlösa, Pålsjö (Helsingborg).

3. Liknande gallbildning, förorsakad af *Pemphigus protospirae* LIGHT. [HOVARD: 550]. — Färlöf (TULLGREN, III, 155).

4. Ombildning af medelnerven till en oval eller elliptisk, blåsformig utstjälpning på bladets öfversida och med springformig öppning undertill: *Pemphigus marsupialis* COURCHET. [HOVARD: 552]. — Klågerup, Lunds stadspark, Bjerred, Ramlösa, Helsingborg.

Som af ofvanstående framgår, förekomma i Ramlösa tre arter af cecidier å *Populus nigra* \* *italica*, hvilka kunna i viss mån sägas vara blåsformiga, nämligen af *Pemphigus bursarius*, *P. spirothecae* och *P. marsupialis*. Till dessa arter få sålunda hänföras de blåsgaller, LINNÉ träffade i Ramlösa 1749 och som han beskriver

<sup>1</sup> Benämningen procecidium antyder, att ifrågavarande gallbildning härrör af insekten i dess äggstillstånd. Se härom närmare följande uppsats: SCHMIDT, H., Einige Bemerkungen zu den bei Grünberg i. Schl. von mir beobachteten »Procecidien». (Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie. Band X. Berlin-Schöneberg 1914. p. 129.)

<sup>2</sup> Ett dylikt procecidium på blad af *Populus canadensis* har afbildats i Boas' forstzoologi, p. 235.

i sin skånska resa. Det heter om dessa (p. 311): »*Aphides populi nigræ*, Fn. 1355, sutto öfver alt på bladen af poppel-pilarne emellan surbrunnen [Ramlösa] och staden [Helsingborg]; löfven framburo liksom röda bär af åtskillig form, hvilka öppnade sig och framläpte sina kräk». (Jämför äfven TULLGREN, I, 50; III, 147).

5. Inböjning af bladkanten samt sammanvikning och buckling af skifvan, förorsakade af *Pemphigus affinis* KALT. [HOUARD: 554]. — Skurup, Malmö (Pildammsmarken), Lund (stadsparken), Lomma, Bjerred, Ramlösa.

*Populus balsamifera* L.

Rundade eller spolfformiga ansvällningar å grenarna, förorsakade af *Saperda populnea* L. [HOUARD: 562]. — Näsbyholm.

*Salix pentandra* L.

1. De unga bladen i skottspetsen förtjockade, deformerade och hopslutna till ett spolfformigt akrocecidium: *Perrisia terminalis* H. Löw. [HOUARD: 567]. — Bingsmarken.

2. Oregelbundna, ända till valnötstora, ensidiga ansvällningar af unga grenar, uppkomna genom hypertrofiering af mårgen: *Cryptocampus medullarius* HARTIG. [HOUARD: 568]. — Bingsmarken, Dalby hage, Ringsjötrakten, Esphult, Sjörup (Häglinge s:n).

3. Bladkanten inslagen mot undersidan och svagt hoprullad utan förtjockning: *Pontania leucosticta* HARTIG. [HOUARD: 570]. — Esphult, Refvinge (å *f. angustifolia* AND.).

4. Köttiga, genom bladskifvan vuxna, något knutiga cecidier af purpurröd färg och långsträckt, njurlik form: *Pontania proxima* LEPEL. [HOUARD: 573]. — Bingsmarken, Stehag vid Ringsjön, Hörby.

5. Rundade, glatta, ärtstora cecidier på bladets undersida, förorsakade af *Pontania salicis* CHRIST. [HOUARD: 574]. — Stehag vid Ringsjön.

*Salix fragilis* L.

1. Bukettformig, hvithårig anhopning af grenspetsarnas blad, förorsakad af *Rhabdophaga heterobia* H. Löw. [HOUARD: 581]. — Bingsmarken.

2. Af grenspetsarnas hopslutna blad bildadt spolfformigt akrocecidium: *Perrisia terminalis* H. Löw. [HOUARD: 582]. — Bingsmarken, Malmö (Pildammsmarken), Alnarp, Snogeröd, Ramlösa.

3. Förtjockade, af bladskäftets uppsvällda bas omgifna knoppar, förorsakade af *Cryptocampus laetus* ZADD. — Lund.

4. Spolfformig ansvällning af bladskäft eller medelnerv, framkallad af *Cryptocampus testaceipes* ZADD. [HOUARD: 589]. — Malmö (Pildammsmarken, stadsparken), Snogeröd, Ramlösa.

5. Inrullning och omfärgning i gult eller rött af bladkanten, förorsakade af *Perrisia marginemtorquens* WINN. [HOUARD: 590]. — Bingsmarken.

6. Lokal, rödfärgad och broskigt förtjockad inrullning af bladkanten, förorsakad af *Eriophyid*. [HOUARD: 591]. — Bingsmarken, Limhamn, Ramlösa.

7. Små, röda cephaloneer på bladskifvan, förorsakade af *Eriophyes triradiatus* NAL. [HOUARD: 594]. — Limhamn.

8. Köttiga, purpurroda, på bladskifvans båda sidor framträdande cecidier, framkallade af *Pontania proxima* LEPEL. [HOUARD: 595]. — Bingsmarken, Hörte skog, Malmö (Pildammsmarken, stadsparken), Hohög, Skartofta, Snogeröd, Kristianstad, Kulla Gunnarstorp, Ramlösa.

*Salix fragilis* L.  $\times$  *pentandra* L.

Köttiga, purpurroda, på bladskifvans båda sidor framträdande cecidier, förorsakade af *Pontania proxima* LEPEL. — Malmö.

*Salix fragilis* L.  $\times$  *triandra* L.

Spolförmig ansvällning af bladskäft eller medelnerv, framkallad af *Cryptocampus testaceipes* ZADD. — Lunds botaniska trädgård.

*Salix alba* L.

1. Spolförmigt akrocecidium, bildadt af grenspetsens hopslutna, deformerade blad: *Perrisia terminalis* H. Löw. [HOUARD: 614]. — Bingsmarken, Skurup, Näsbyholm, Hyltarp (Svedala s:n), Oxie, Malmö (Pildammsmarken, stadsparken), Hohög, Lomma, Bjerred, Lunds botaniska trädgård, Hardeberga, Dagstorp, Söderhvidinge, Dalby, Snogeröd, Ramlösa. — Förekommer allmänt.

2. Hypertrofiering af de yngsta årsringarna och utveckling af talrika, parallellt med stammens längdaxel ställda larvkammare; barken lokalt uppbristande och affallande i längdstrimor: *Rhabdophaga saliciperda* DUFOUR. [HOUARD: 621]. — Ringsjötrakten.

3. Spolförmig ansvällning af bladskäft eller medelnerv, förorsakad af *Cryptocampus testaceipes* ZADD. [HOUARD: 625]. — Skurup, Dagstorp, Hardeberga, Dalby.

4. Tillbakarullning af den förtjockade och i gult eller rött omfärgade bladkanten, förorsakad af *Perrisia marginemtorquens* WINN. [HOUARD: 626]. — Malmö (Pildammsmarken).

5. Lokal, rödfärgad och broskigt förtjockad inrullning af bladkanten, förorsakad af *Eriophyid.* [HOUARD: 628]. — Bingsmarken, Skurup, Brodda, Oxie, Malmö (stadsparken), Hohög, Alnarp, Bjerred, Lunds botaniska trädgård, Hardeberga, Dalby, Dagstorp. — Allmän.

6. Små, röda cephaloneer å bladskifvan, förorsakade af *Eriophyes salicis* NAL. [HOUARD: 632]. — Skurup, Malmö (stadsparken), Hohög, Bjerred, Dalby, Dagstorp, Snogeröd.

7. Köttiga, purpurroda, på bladskifvans båda sidor framträdande cecidier, förorsakade af *Pontania proxima* LEPEL. [HOUARD: 633]. — Falsterbo (LAGERHEIM, V, 30), Bingsmarken, Skurup, Näsbyholm, Hyltarp (Svedala s:n), Malmö (Pildammsmarken, stadsparken), Hohög, Lund, Stora Råby, Hardeberga, Dalby, Trolleberg, Bjerred, Dagstorp, Söderhvidinge, Ramlösa. — Synnerligen allmänna å skånska slätten<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Vid flera tillfällen har jag iakttagit utveckling af uredosporhopar, tillhörande *Melampsora* arter, å cecidier på *Salix*-blad. Det är sålunda helt vanligt, att nämnda rostsvampar uppträda å

*Salix alba* L.  $\times$  *fragilis* L.

1. Spolformigt akrocecidium, bildadt af grenspetsens hopslutna, deformerade blad: *Perrisia terminalis* H. Löw. [HOÜARD: 600]. — Oxie, Hohög, Arlöf, Lund.

2. Bladkanten med smal omvikning uppåt, bildande en skarpt markerad söm: *Eriophyid*. — Lund.

3. Spolformig förtjockning af medelnerven, förorsakad af *Cryptocampus testaceipes* ZADD. [HOÜARD: 603]. — Hvellinge.

4. Köttiga, purpurroda, på bladskifvans båda sidor framträdande cecidier, förorsakade af *Pontania proxima* LEPEL. [HOÜARD: 604]. — Hohög, Lund, Kristianstad.

*Salix alba* L.  $\times$  *pentandra* L.

Köttiga, purpurroda, på bladskifvans båda sidor framträdande cecidier, förorsakade af *Pontania proxima* LEPEL. — Näsbyholm.

*Salix alba* L.  $\times$  *triandra* L.

Bukettformig, hvithårig anhopning af grenspetsarnas blad, förorsakad af *Rhabdophaga heterobia* H. Löw. — Leråkra (Fjelietrakten).

*Salix triandra* L.

1. Ståndarsträngar förlängda och förtjockade, med tät beklädnad af hvita, ulliga hår: *Rhabdophaga heterobia* H. Löw. [HOÜARD: 654]. — Bjerred.

2. Bukettformig, hvithårig anhopning af grenspetsarnas blad, förorsakad af *Rhabdophaga heterobia* H. Löw. [HOÜARD: 656]. — Bingsmarken, Bjerred, Barsebäck.

3. Bladen korta och breda samt till följd af skottets starkt sammandragna internodier anordnade i en kompakt, rosettliknande gyttring (pilrosor): *Rhabdophaga rosaria* H. Löw. [HOÜARD: 655]. — Bingsmarken.

4. Spolformigt akrocecidium, bildadt af grenspetsens hopslutna, deformerade blad: *Perrisia terminalis* H. Löw. [HOÜARD: 670]. — Bingsmarken, Skurup, Hyltarp (Svedala s:n), Hardeberga, Dagstorp, Ramlösa.

5. Spolformig förtjockning af medelnerven, förorsakad af *Cryptocampus testaceipes* ZADD. [HOÜARD: 659]. — Ramlösa.

6. Lokal, rödfärgad och broskigt förtjockad inrullning af bladkanten, förorsakad af *Eriophyid*. [HOÜARD: 661]. — Bingsmarken.

7. Köttiga, purpurroda, på bladskifvans båda sidor framträdande cecidier, förorsakade af *Pontania proxima* LEPEL. [HOÜARD: 662]. — Bingsmarken, Dybeck, Skurup, Hyltarp (Svedala s:n), Hardeberga, Dagstorp, Barsebäck, Ramlösa.

*Salix babylonica* L.

1. Spolformigt akrocecidium, bildadt af grenspetsens hopslutna, deformerade blad: *Perrisia terminalis* H. Löw. — Malmö.

2. Köttiga, purpurroda, på bladskifvans båda sidor framträdande cecidier, framkallade af *Pontania proxima* LEPEL. [HOÜARD: 642]. — Malmö.

cecidiet af *Pontania proxima* LEPEL. på *Salix alba* (iakttaget af mig i Skurup och Söderhvidinge); mera sällan träffas samma förhållande å cecidiet af *Oligotrophus capreae* WINN. var. *major* KIEFF. på *Salix aurita*, hvilket jag iakttagit i trakten af Ramlösa. Beträffande anförda fall af symbios mellan zoocecidier och *Melampsora*-arter hänvisas i öfrigt till undersökningar af SCHMIDT (II).



*Salix purpurea* L.

1. Årskvistarna spolformigt ansvällda till följd af vedkroppens hypertrofiering; talrika larvkamrar: *Rhabdophaga salicis* SCHRANK. [HOUARD: 696]. — Lunds botaniska trädgård, Dagstorp, Ringsjön vid Snogeröd, Kulla Gunnarstorp, Ramlösa (här äfven funnen å *f. Helix* L.).

2. Bladkanten inslagen mot undersidan och svagt hoprullad utan förtjockning: *Pontania viminalis* HARTIG. [HOUARD: 701]. — Dybeck, Dagstorp, Ramlösa.

3. Bladkanten förtjockad, bildande en undulerande och med små emergenser försedd list: *Eriophyd.* [HOUARD: 702]. — Lunds botaniska trädgård.

4. Glatta, uppblåsta, tunnväggiga galler, lika framträdande å bägge sidorna af bladet: *Pontania vesicator* BREML. [HOUARD: 705]. — Bökeberg.

*Salix viminalis* L.

1. Förtjockade, af bladskäftets uppsvällda bas omgifna knoppar: *Cryptocampus laetus* ZADD. [HOUARD: 739]. — Skurup, Torup, Hardeberga, Dagstorp, Söderhvinge, Bjerred, Ringsjötrakten, Ramlösa.

2. Tillbakarullning af den förtjockade och i gult eller rödt omfärgade bladkanten: *Perrisia marginemtorquens* WINN. [HOUARD: 749]. — Bingsmarken, Dybeck, Skurup, Näsbyholm, Malmö (Pildammsmarken), Alnarp, Åkarp, Lomma, Bjerred, Lund, Övedskloster, Reften, Dagstorp, Ringsjötrakten, Stehag, Ramlösa, Kristianstad. — Allmän.

*Salix caprea* L.

1. Hoprullning af bladen i skottets spets, förorsakad af en *Aphis*. — Ramlösa.

2. De öfversta bladen å grenarna bilda till följd af internodiernas förkortning bladrosetter (viderosor): *Rhabdophaga rosaria* H. Löw. [HOUARD: 784]. — Dalby hage, Ramlösa.

3. Hypertrofiering af knopparna, förorsakad af *Cryptocampus ater* JURINE. [HOUARD: 790]. — Skurup, Svaneholm.

4. Svag ansvällning af yngre internodier, förorsakad af *Cryptocampus ater* JURINE. [HOUARD: 793]. — Skurup, Lunds botaniska trädgård.

5. Hypertrofiering af de yngsta årsringarna och utveckling af talrika, parallellt med stammens längdaxel ställda larvkammare; barken lokalt uppbristande och affallande i längdstrimor: *Rhabdophaga saliciperda* DUFOUR. [HOUARD: 798]. — Ringsjötrakten.

6. Ansvällning af unga grenar, sannolikt förorsakad af *Rhabdophaga Pierrei* KIEFF. [HOUARD: 799]. — Dagstorp.

7. Rundad, ensidig ansvällning af årsskotten till följd af vedkroppens hypertrofiering; talrika larvkamrar: *Rhabdophaga salicis* SCHRANK. [HOUARD: 800]. — Kristianstad.

8. Ansvällning af bladskäftet, ej sällan äfven af medelnerven: *Cryptocampus venustus* ZADD. [HOUARD: 804]. — Svaneholm, Ramlösa.

9. Oregelbunden, starkt förvedad, mångrummig gallbildning, uppkommen

genom hypertrofiering af medelnerv eller sidonerver: *Oligotrophus capreae* WINN. var. *major* KIEFF. [HOUARD: 805]. — Dalby hage, Dagstorp.

10. Tillbakarullning af den förtjockade och i gult eller rödt omfärgade bladkanten, förorsakad af *Perrisia marginemtorquens* WINN. [HOUARD: 807]. — Reften, Snogeröd, Skäralid.

11. Bladkanten inslagen mot undersidan och svagt hoprullad utan förtjockning: *Pontania* sp. [HOUARD: 808]. — Näsbyholm, Esphult.

12. Små, enrummiga, sfäriska cecidier af blekgul färg och med öppning på bladets undersida, förorsakade af *Oligotrophus capreae* WINN. [HOUARD: 812]. — Ystads sandskog, Svaneholm, Näsbyholm, Lunds botaniska trädgård, Reften, Dalby hage, Ringsjötrakten, Linderöd, Esphult, Sjörup (Häglinge s:n), Skäralid, Ramlösa. — Allmän.

13. Mörkgröna eller rödaktiga, på bladskifvans båda sidor framträdande, köttiga cecidier, förorsakade af *Pontania proxima* LEPEL. [HOUARD: 814]. — Ystads sandskog, Snogeröd, Esphult, Sjörup (Häglinge s:n), Ramlösa, Kattarp.

*Salix caprea* L.  $\times$  *phylicifolia* L.

1. Oregelbunden, starkt förvedad, mångrummig gallbildning, uppkommen genom hypertrofiering af medelnerv eller sidonerver: *Oligotrophus capreae* WINN. var. *major* KIEFF. — Lunds botaniska trädgård.

2. Purpurröda, på bladskifvans båda sidor framträdande, köttiga cecidier, förorsakade af *Pontania proxima* LEPEL. — Lunds botaniska trädgård.

*Salix caprea* L.  $\times$  *purpurea* L.

Oregelbunden, starkt förvedad, mångrummig gallbildning, uppkommen genom hypertrofiering af medelnerv eller sidonerver: *Oligotrophus capreae* WINN. var. *major* KIEFF. — Lunds botaniska trädgård.

*Salix caprea* L.  $\times$  *viminalis* L.

1. Oregelbunden, starkt förvedad, mångrummig gallbildning, uppkommen genom hypertrofiering af medelnerv eller sidonerver: *Oligotrophus capreae* WINN. var. *major* KIEFF. — Lunds botaniska trädgård.

2. Små, röda cephaloneer å bladskifvan, förorsakade af *Eriophyes salicis* NAL. — Lunds botaniska trädgård.

*Salix* (*caprea* L.  $\times$  *cinerea* L.)  $\times$  *viminalis* L.

Oregelbunden, starkt förvedad, mångrummig gallbildning, uppkommen genom hypertrofiering af medelnerv eller sidonerver: *Oligotrophus capreae* WINN. var. *major* KIEFF. — Lunds botaniska trädgård.

*Salix cinerea* L.

1. Bladrosetter i årsskottens spets (viderosor), framkallade af *Rhabdophaga rosaria* H. Löw. [HOUARD: 872]. — Ringsjön vid Sjöholmen, Sjörup (Häglinge s:n).

2. Ansvällning af knoppar, förorsakad af *Cecidomyid*. — Svaneholm.

3. Rundadt eller spolformigt cecidium, bildadt genom ansvällning och hypertrofiering af grenarnas vedcylinder: *Rhabdophaga salicis* SCHRANK. [HOUARD: 890]. — Skäralid.

4. Oregelbunden, starkt förvedad, mångrummig gallbildning, uppkommen genom hypertrofiering af medelnerv eller sidonerver: *Oligotrophus capreae* WINN. var. *major* KIEFF. [HOARD: 894]. — Svaneholm, Brodda, Näsbyholm, Kallsjö, Malmö, Reften, Högestad, Snogeröd, Esphult, Sjörup (Häglings s:n), Skäralid, Ramlösa.

5. Spolförmig ansvällning af medelnerv eller bladskaft, förorsakad af *Cecidomyia*. — Skäralid.

6. Tillbakarullning af den förtjockade och i gult eller rödt omfärgade bladkanten: *Perrisia marginemtorquens* WINN. [HOARD: 897]. — Svaneholm, Sandåkra, Brodda, Näsbyholm, Bökeberg, Snogeröd, Esphult, Kristianstad, Skäralid, Ramlösa, Kullaberg.

7. Bladkanten löst inslagen mot undersidan och svagt hoprullad utan förtjockning: *Pontania* sp. — Svaneholm, Reften, Dagstorp, Esphult.

8. Små, enrummiga, sfäriska cecidier af blekgul färg och med öppning på bladets undersida: *Oligotrophus capreae* WINN. [HOARD: 901]. — Svaneholm, Kallsjö, Reften, Esphult.

9. Små, röda, håriga cephaloneer å bladskefvan, förorsakade af *Eriophyes tetanothrix* NAL. [HOARD: 902]. — Ystads sandskog, Svaneholm, Sandåkra, Näsbyholm, Bökeberg, Högestad (Malmöhus län), Esphult, Skäralid, Ramlösa, Kullaberg.

10. Mörkgröna, på bladskefvans båda sidor framträdande, köttiga cecidier, förorsakade af *Pontania proxima* LEPEL. [HOARD: 903]. — Ystads sandskog, Bingsmarken, Svaneholm, Brodda, Näsbyholm, Kallsjö, Bökeberg, Dagstorp, Esphult, Ramlösa.

11. Rundade, starkt håriga galläpplen på bladskefvans undersida, framkallade af *Pontania pedunculi* HARTIG. [HOARD: 905]. — Kallsjö, Svaneholm, Brodda, Bökeberg, Esphult, Kullaberg.

12. Skottspetsen förkortad; kladomani och fyllomani: *Eriophyid*. [ROSS: 1661]. — Brodda.

*Salix cinerea* L. × *incana* SCHRANK.

*Salix cinerea* L. × *nigricans* SM.

*Salix cinerea* L. × *repens* L.

Oregelbunden, starkt förvedad, mångrummig gallbildning, uppkommen genom hypertrofiering af medelnerv eller sidonerver: *Oligotrophus capreae* WINN. var. *major* KIEFF. — Lunds botaniska trädgård.

*Salix cinerea* L. × *viminalis* L.

1. Oregelbunden, starkt förvedad, mångrummig gallbildning, uppkommen genom hypertrofiering af medelnerv eller sidonerver: *Oligotrophus capreae* WINN. var. *major* KIEFF. — Lunds botaniska trädgård (här anträffad å *f. stipularis* J. E. SM.), Dagstorp, trakten kring västra Ringsjön (å sistnämnda lokal iakttagen äfven på bladskaftet).

2. Tillbakarullning af den förtjockade och i gult eller rödt omfärgade bladkanten, förorsakad af *Perrisia marginemtorquens* WINN. — Skurup, trakten kring västra Ringsjön, Sjörup (Häglings s:n).

3. Bladkanten inslagen mot undersidan och svagt hoprullad utan förtjockning: *Pontania* sp. — Ringsjötrakten, Dybeck.

4. Små, enrummiga, sfäriska cecidier af blekgul färg och med öppning på bladets undersida, förorsakade af *Oligotrophus capreae* WINN. [HOUARD: 907]. — Trakten kring västra Ringsjön.

5. Mörkgröna, på bladskifvans båda sidor framträdande, köttiga cecidier, förorsakade af *Pontania proxima* LEPEL. — Bingsmarken.

*Salix aurita* L.

1. Bladrosetter i årsskottens spets (viderosor), framkallade af *Rhabdophaga rosaria* H. Löw. [HOUARD: 828]. — Nybro vid Ystad, Svaneholm, Ringsjötrakten. Linderöd, Esphult, Sjörup (Häglings s:n), Skäralid, Ramlösa.

2. Skottspetsen ansvälld och förkortad, axillarknopparna deformerade och liksom skottaxeln starkt ludna: *Cecidomyid*. — Sjörup (Häglings s:n).

3. Ansvällning af knopparna, förorsakad af *Cecidomyid*. — Esphult.

4. Spolformig ansvällning af grenarna, förorsakad af *Grapholitha Servilleana* DUP. [HOUARD: 845]. — Reften.

5. Rundadt eller spolformigt cecidium, bildadt genom ansvällning och hypertrofiering af grenarnas vedcylinder: *Rhabdophaga salicis* SCHRANK. [HOUARD: 848]. — Ringsjötrakten, Linderöd, Esphult, Skäralid. Fossilt har ifrågavarande cecidium af mig anträffats i torfaflagringar från ekzonen i Toppeladugårds mosse (GERTZ, III, 537).

6. Ansvällning af bladskäftet, förorsakad af *Cryptocampus venustus* ZADD. [HOUARD: 852]. — Svaneholm, Söderhvidinge (Allarps mosse).

7. Starkt förvedad, genom hypertrofiering af medelnerv eller sidonerver uppkommen, mångrummig gallbildning: *Oligotrophus capreae* WINN. var. *major* KIEFF. [HOUARD: 853]. — Nybro vid Ystad, Svaneholm, Näsbyholm, Kallsjö mosse, Högestad, Dalby hage, Reften, Snogeröd, Esphult, Ramlösa, Pålsjö (Helsingborg).

8. Rundad eller spolformig ansvällning af bladskäftet eller medelnerven, förorsakad af *Rhabdophaga salicis* SCHRANK. [HOUARD: 854]. — Esphult, Linderöd.

9. Obetydlig ansvällning af bladskifvans medelnerv, förorsakad af *Cecidomyid*. — Esphult.

10. Tillbakarullning af den förtjockade och i gult eller rött omfärgade bladkanten: *Perrisia marginemtorquens* WINN. [HOUARD: 856]. — Svaneholm, Reften, Snogeröd, Esphult, Sjörup (Häglings s:n), Skäralid.

11. Bladkanten inslagen mot undersidan och svagt hoprullad utan förtjockning: *Pontania leucosticta* HARTIG. [HOUARD: 857]. — Bingsmarken, Esphult.

12. Små, sfäriska, enrummiga cecidier af blekgul färg och med öppning på bladets undersida: *Oligotrophus capreae* WINN. [HOUARD: 859]. — Svaneholm, Dalby hage, Reften, Esphult, Skäralid, Kullaberg.

13. Små, röda, håriga cephaloneer å bladskifvan, förorsakade af *Eriophyes tetanothrix* NAL. [HOUARD: 860]. — Ystads sandskog, Svaneholm, Agarnemossen (Genarps s:n) (å *f. androgyna*), Bökeberg, Skabersjö, Högestad, Dalby hage, Reften,

Snogeröd, Esphult, Sjörup (Häglinge s:n), Skäralid, Ramlösa, Vällufs skog, Pålsjö (Helsingborg), Kullaberg. — Allmän.

14. Köttiga mörkgröna, på båda sidor af bladskifvan framträdande cecidier, förorsakade af *Pontania proxima* LEPEL. [HOUARD: 861]. — Bingsmarken, Reften, Ramlösa.

15. Rundade, glatta, ärtstora cecidier på bladets undersida, förorsakade af *Pontania salicis* CHRIST. [HOUARD: 862]. — Nybro vid Ystad, Näsbyholm, Kallsjö mosse, Esphult, Sjörup (Häglinge s:n).

16. Rundade, håriga galläpplen på bladets undersida, framkallade af *Pontania pedunculi* HARTIG. [HOUARD: 863]. — Nybro vid Ystad, Näsbyholm, Kallsjö mosse, Svaneholm, Dagstorp (å *f. uliginosa* WINN.), Dalby hage, Reften, Linderöd, Esphult, Skäralid, Ramlösa, Pålsjö (Helsingborg), Kullaberg.

*Salix aurita* L.  $\times$  *hastata* L.

Grenansvällning, förorsakad af *Grapholitha Servilleana* DUP. — Lunds botaniska trädgård.

*Salix aurita* L.  $\times$  *repens* L.

1. Inrullning af bladkanten, förorsakad af *Perrisia marginemtorquens* WINN. — Agarnemossen (Genarps s:n), Sjörup (Häglinge s:n).

2. Rundade, håriga galläpplen på bladets undersida, förorsakade af *Pontania pedunculi* HARTIG. — Genarp.

*Salix aurita* L.  $\times$  *viminalis* L.

1. Inrullning af bladkanten, förorsakad af *Perrisia marginemtorquens* WINN. — Bingsmarken, Lunds botaniska trädgård, Eslöf.

2. Mörkgröna eller rödaktiga, köttiga cecidier, härrörande af *Pontania proxima* LEPEL. — Bingsmarken.

*Salix nigricans* SM.

Starkt förvedad, genom hypertrofiering af medelnerv eller sidonerver uppkommen, mångrummig gallbildning: *Oligotrophus capreae* WINN. var. *major* KIEFF. — Lunds botaniska trädgård (här funnen såväl å hufvudarten som å *f. cordifolia*).

*Salix hastata* L.  $\times$  *repens* L.

Bladen i skottspetsen förvedade och abnormt håriga, samlade till en rosliknande gyttring (viderosor): *Rhabdophaga heterobia* H. Löw. — Dagstorp (å *f. parviflora*).

*Salix repens* L.

1. Bladen i skottspetsen förvedade och abnormt håriga, samlade till en rosliknande gyttring (viderosor): *Rhabdophaga heterobia* H. Löw. [HOUARD: 910]. — Ystads sandskog, Ringsjötrakten, Ramlösa.

2. Skottspetsen ansvalld och förkortad, axillarknopparna utvecklade och hvitulliga: *Cecidomyid.* [HOUARD: 913]. — Näsbyholm.

3. Skottspetsen ansvalld utan abnorm hårighet, härrörande af *Cecidomyid.* [HOUARD: 914]. — Bingsmarken, Dalby hage.

4. Grenarna ensidigt ansvallda till följd af hypertrofiering af vedkroppen:

*Cryptocampus medullarius* HARTIG. [HOUARD: 915]. — Ystads sandskog, Dalby hage, Ringsjötrakten, Sjörup (Häglings s:n), Ramlösa.

5. Röd, spolförmig ansvällning af grenar, förorsakad af *Grapholita Servilleana* DUP. [HOUARD: 917]. — Falsterbo (LAGERHEIM, V, 42), Hohög, Dalby hage, Ramlösa.

6. Röda cephaloneer å bladets öfversida, ej sällan sammanflytande till större, knottriga deformationer; cecidiet förorsakadt af *Eriophyid*. [HOUARD: 921]. — Ramlösa.

7. Rundade, glatta, ärtstora cecidier på bladets undersida, förorsakade af *Pontania salicis* CHRIST. [HOUARD: 922]. — Ystads sandskog, Skanörs ljun, Falsterbo (LAGERHEIM, V, 32), Dalby hage, Ringsjötrakten, Sjörup (Häglings s:n), Ramlösa.

*Salix rosmarinifolia* L.

Tillbakarullning af den förtjockade och i gult eller rödt omfärgade bladkanten, förorsakad af *Perrisia marginetorquens* WINN. — Lunds botaniska trädgård.

*Salix repens* L.  $\times$  *viminalis* L.

Tillbakarullning af den förtjockade och i gult eller rödt omfärgade bladkanten, förorsakad af *Perrisia marginetorquens* WINN. — Vestergård (nära Tommarp).

*Salix holosericea* W.

Oregelbunden, starkt förvedad, mångrummig gallbildning, uppkommen genom hypertrofiering af medelnerv eller sidonerver: *Oligotrophus capreae* WINN. var. *major* KIEFF. — Lunds botaniska trädgård.

*Salix lapponum* L.  $\times$  *viminalis* L.

Tillbakarullning af den förtjockade och i gult eller rödt omfärgade bladkanten: *Perrisia marginetorquens* WINN. — Lunds botaniska trädgård.

## Betulaceae.

*Carpinus Betulus* L.

1. Gula eller röda, senare bruna, baljliknande veck längs tvenne sidonerver på bladskifvans ofvansida; undertill en motsvarande längdfåra: *Contarinia carpini* KIEFF. [HOUARD: 1040]. — Svaneholm, Esphult, Ramlösa.

2. Blåsformiga fördjupningar i nervvinklarna på bladets undersida, täckta af abnorm hårbeklädnad; cecidiet [*Erineum pulchellum* SCHL.] förorsakadt af *Eriophyes tenellus* SCHL. [HOUARD: 1042]. — Ramlösa.

3. Pärlbandslik ansvällning af medelnervens undersida, förorsakad af *Perrisia carpini* F. Löw. [HOUARD: 1045]. — Björnstorp, Ramlösa.

4. Sidonerverna framträdande å bladundersidan såsom upphöjda, undulerande åsar eller veck; cecidiet [*Legnon confusum* BREMI, *Cristaria carpini* VALLOT], förorsakadt af *Eriophyes macrotrichus* NAL. [HOUARD: 1046]. — Esphult, Skäralid, Ramlösa.

*Corylus avellana* L.

1. Hängen i spetsen uppsvällda, mer eller mindre päronformiga: *Stictodiplosis corylina* F. Löw. [HOUARD: 1052]. — Dalby hage, Reften, Esphult, Skäralid.

2. Sterilitet och prolifikation af svepeskålar, förorsakad af *Eriophyd.* [HOUARD: 1054]. — Brodda.

3. Deformation och hypertrofiering af knopparna; på knoppfjällens insida tät ställda emergenser: *Eriophyes avellanae* NAL. [HOUARD: 1056]. — Torup, Alnarp, Dalby hage, Ramlösa, Båstad (TRÄGÅRDH, I, 77).

*Betula verrucosa* EHRH.

1. Hypertrofiering af bladknopparna, förorsakad af *Eriophyes rudis* CAN. var. *calycophthirus* NAL. [HOUARD: 1072]. — Bökeberg, Skabersjö, Dagstorp, Ramlösa, Kullaberg.

2. Små, gröna eller röda, senare brunfärgade cephaloneer å bladskifvan, någon gång äfven å bladskäftet, [*Cephaloneon betulinum* BREMI], förorsakade af *Eriophyes betulae* NAL. [HOUARD: 1080]. — Ystads sandskog, Esphult, Sjörup (Häglings: n), Skärälid, Ramlösa, Pålsjö (Helsingborg). Fossilt har cecidiet träffats i Benestads kalktuff (GERTZ, III, 535).

3. Blåsliknande uppbuckling af nervvinklarna; undertill abnormt riklig hårighet: *Eriophyes rudis* CAN. var. *longisetosus* NAL. [HOUARD: 1083]. — Näsbyholm, Bökeberg, Skabersjö.

4. Karminrött erineum på bladskifvans öfversida [*Erineum roseum* SCHULTZ; gökblod], förorsakadt af *Eriophyes rudis* CAN. var. *longisetosus* NAL. [HOUARD: 1084]. — Bökeberg, Skabersjö.

5. Glänsande hvitt, senare rostbrunt erineum på bladundersidans interkostalfält [*Erineum betulinum* SCHUM.], förorsakadt af *Eriophyes rudis* CAN. [HOUARD: 1085]. — Bökeberg, Skabersjö, Ramlösa.

*Betula pubescens* EHRH.

1. Hypertrofiering af bladknopparna, förorsakade af *Eriophyes rudis* CAN. var. *calycophthirus* NAL. [HOUARD: 1089]. — Ystads sandskog, Lindved (å var. *glutinosa* WALLR.), Näsbyholm, Bökeberg, Sjöholmen vid Ringsjön, Esphult, Sjörup (Häglings: n), Ramlösa.

2. Rundade, gulfärgade parenkymgaller, omgifna af en röd kantzon: *Contarinia betulina* KIEFF. [HOUARD: 1092]. — Näsbyholm, Dagstorp, Esphult.

3. Rundade eller oregelbundet gestaltade bucklor på bladets öfversida, förorsakade af *Hamamelistes betulina* HORVATH. [HOUARD: 1094]. — Bökeberg.

4. Blåsliknande uppbuckling af nervvinklarna; undertill abnormt riklig hårighet: *Eriophyes rudis* CAN. var. *longisetosus* NAL. [HOUARD: 1097]. — Näsbyholm, Bökeberg, Skabersjö, Alnarp, Esphult.

5. Karminrött erineum på bladskifvans öfversida [*Erineum roseum* SCHULTZ; gökblod], förorsakadt af *Eriophyes rudis* CAN. var. *longisetosus* NAL. [HOUARD: 1098]. — Sjöholmen vid Ringsjön, Esphult.

6. Hvita, senare rostbruna, filtartade hårmassor på bladundersidans interkostalfält [*Erineum betulinum* SCHUM.]: *Eriophyes rudis* CAN. [HOUARD: 1099]. — Näsbyholm, Alnarp, Esphult, Ramlösa, Engelholm.

*Betula urticifolia* Bog.

Hypertrofiering af bladknopparna, förorsakad af *Eriophyes rudis* CAN. var. *calycophthirus* NAL. — Lunds botaniska trädgård.

*Alnus glutinosa* (L.) GAERTN.

1. Bladskifvan krusig och veckad, dess medelnerv och sidonerver basalt förtjockade: *Perrisia alni* F. Löw. [HOUARD: 1127]. — Ystads sandskog, Svaneholm, Ringsjötrakten, Hörby, Linderöd, Esphult, Skäralid, Ramlösa, Kullaberg.

2. Röda, glatta cephaloneer på bladskifvan, förorsakade af *Eriophyes laevis* NAL. [HOUARD: 1128]. Cecidiet identiskt med *Cephaloneon pustulatum* BREMI. — Ystads sandskog, Bingsmarken, Dybeck, Näsbyholm, Bökeberg, Skabersjö, Yddingen, Malmö (Fridhem), Torup, Skartofta, Hällestad, Alnarp, Dagstorp, Barsebäck, Dalby hage, Björnstorp, Veberöd, Esperöd, Kivik, Eslöf (såväl å hufvudarten som å *f. microphylla* CALL.), Ringsjötrakten, Esphult, Sjörup (Häglings s:n), Tjörnarps, Skäralid, Ljungbyhed, Ramlösa, Kullaberg. — Mycket allmän. I fossilt tillstånd är ifrågasatt gallbildning känd från Benestads kalktuff (GERTZ, III, 535).

3. Röda, senare brunsvarta, blåformiga utstjälpningar af nervvinklarna på ömse sidor om medelnerven; i håligheten undertill hårbuskar [*Erineum axillare* FÉE]: *Eriophyes Nalepai* FOCKEU. [HOUARD: 1132]. — Ystads sandskog, Bingsmarken, Skurup, Svaneholm, Näsbyholm, Torup, Lunds botaniska trädgård, Dalby hage, Refvinge, Eslöf (såväl å hufvudarten som å *f. microphylla* CALL.), Skartofta, Dagstorp, Barsebäck, Ringsjötrakten, Hörby, Esphult, Sjörup (Häglings s:n), Skäralid, Ramlösa, Farhult, Kullaberg, Mälinge (nära Torekov). — Allmän.

4. Hvit, senare rostbrun hårbeklädnad [*Erineum alneum* PERS.] å bladundersidans interkostalfält, framkallad af *Eriophyes brevitarsus* FOCKEU. [HOUARD: 1133]. — Lunds botaniska trädgård, Hörby, Esphult, Sjörup (Häglings s:n), Ramlösa, Kullaberg.

*Alnus glutinosa* (L.) GAERTN. × *incana* (L.) MOENCH.

Röda, hufvudliknande exkrescenser på bladskifvans öfversida [*Cephaloneon pustulatum* BREMI], förorsakade af *Eriophyes laevis* NAL. [HOUARD: 1142]. — Munka Tågarp.

*Alnus incana* (L.) MOENCH.

1. Röda, senare brunsvarta utstjälpningar af nervvinklarna uppåt på bägge sidor om medelnerven; i håligheten undertill hårbuskar [*Erineum axillare* FÉE]: *Eriophyes Nalepai* FOCKEU. [HOUARD: 1136]. — Torup.

2. Krusning och veckning af bladskifvan jämte basal förtjockning af medelnerv och sidonerver, härrörande af *Perrisia alni* F. Löw. [HOUARD: 1137]. — Ystads sandskog, Bingsmarken.

3. Röda, hufvudliknande exkrescenser på bladskifvans öfversida [*Cephaloneon pustulatum* BREMI], förorsakade af *Eriophyes laevis* NAL. [HOUARD: 1138]. — Svaneholm, Näsbyholm, Torup.

4. Gulaktig, senare rostbrun hårbeklädnad [*Phyllerium alnigenum* KUNZE] å



bladundersidans interkostalfält, framkallad af *Eriophyes brevitarsus* FOCKEY. [HOUARD: 1139]. — Torup.

### Fagaceae.

#### *Fagus silvatica* L.

1. Glatta, äggformiga och till en spets utdragna, förvedade cecidier, insere-rade å bladnerverna: *Mikiola fagi* HARTIG. [HOUARD: 1151]. — Ystads sandskog, Skurup, Sandåkra, Svaneholm, Näsbyholm, Skabersjö, Bökeberg, Dalby hage, Torup, Silfåkra, Ringsjötrakten, Snogeröd, Hörby, Skäralid, Ramlösa, Kullaberg, Vittsjö, Gunnarp (Tjörnarps s:n), Esperöd, Gyllebo (Vemmerlöfs s:n), St. Olof. — Allmänna. I Skurup och Gyllebo äfven anträffade å *f. repanda* LGE.

2. Håriga, cylindriska cephaloneer, insererade å interkostalfälten: *Oligotrophus annulipes* HARTIG. [HOUARD: 1153]. — Ystads sandskog, Skurup, Dalby hage, Genarp, Torup, Bökeberg, Hällestad, Ringsjötrakten, Esphult, Skäralid, Ramlösa, St. Olof.

3. Bladen veckade, förtjockade och starkt håriga: *Eriophyes stenaspis* NAL. var. *plicator* NAL. [HOUARD: 1159]. — Skurup (här å hufvudformen och å *f. repanda* LGE.), Sandåkra, Svaneholm, Bökeberg, Torup.

4. Smal inrullning af bladkanten uppåt med erineum på insidan [*Legnon circumscriptum* BREMI], förorsakad af *Eriophyes stenaspis* NAL. [HOUARD: 1160]. — Sandåkra, Bökeberg, Djurslöf, Torup, Dalby hage, Ringsjötrakten, Snogeröd, Esphult, Sjörup (Häglinge s:n), Skäralid, Ramlösa.

5. Oregelbundna fält med abnorm hårbeklädnad mellan nerverna å bladunder-sidan [*Erineum fagineum* PERS.], förorsakade af *Eriophyes nervisequus* CAN. var. *maculifer* TROTTER. [HOUARD: 1164]. — Bökeberg, Djurslöf, Dalby hage, Barsebäck, Ringsjötrakten, Stehag (ELIAS FRIES: *Phyllerium fagineum*), Snogeröd, Sjörup (Häglinge s:n).

6. Abnorm hårlighet längs bladnervernas öfversida (*Erineum nervisequum* KUNZE): *Eriophyes nervisequus* CAN. [HOUARD: 1165]. — Näsbyholm, Bökeberg, Torup, Dalby hage, Sjöholmen (Ringsjön), Esphult, Sjörup (Häglinge s:n), Skäralid.

#### *Quercus robur* L.

1. Stora, rundade, håriga bollar, bestående af hårda, bruna galler, täckta af långa, bomullsliknande hår: *Andricus ramuli* L. (syn. *Andricus quercus-ramuli* L. ♀♂)<sup>1</sup>. [HOUARD: 1186]. — Krageholm, Stehag.

2. Druffformiga, rundade och genomskinande cecidier i hanblomställningarna, förorsakade af *Neuroterus baccarum* L. (syn. *Neuroterus quercus-baccarum* L. ♀♂). [HOUARD: 1196]. — Bökeberg, Torup, Sjöholmen, Vombsjön, Årup (Ifvetofta s:n).

3. Internodierna i skottets spets förkortade och klubblikt ansvällda med hårlighet i midten, innehållande en brunfärgad, äggformig innergall: *Andricus inflator*

<sup>1</sup> Inom parentes har jag bifogat de synonyma benämningar, hvarmed ifrågavarande cecido-zoer betecknats i DALLA TORRES och KIEFFERS monografi öfver cynipiderna (1910). Synonymiken anförd efter HOUARDES sammanställning i Tome troisième, Paris 1913, pp. 1298 ff. De efter nam-nen bifogade tecknen angifva: ♀♂ sexuell, ♀♀ agam generation.

HARTIG (syn. *Andricus inflator* HARTIG ♀♂). [HOÜARD: 1205]. — Näsbyholm, Svaneholm, Brodda, Bökeberg, Krageholm, Alnarp, Dalby hage, Reften, Eslöf, Esphult, Kullaberg. — Har i Alnarp äfven anträffats å *f. fastigiata* SPACH *viridis* och å *f. pendula* LODD.

4. Ärtskock- eller kotteliknande cecidium, bildadt af förstorade, tegellagda, brunfärgade knoppfjäll; i midten en hålighets med äggformig, brun innergall (ekrosor): *Andricus fecundator* HARTIG (syn. *Andricus foecundatrix* HARTIG ♀♀). [HOÜARD: 1214]. — Näsbyholm, Brodda, Krageholm, Alnarp, Reften, Dalby hage, Södra Sandby, Eslöf, Ringsjötrakten, Osbyholm, Lyby, Esphult, Ljungbyhed, Ramlösa, Kullaberg. — Har i Alnarp äfven anträffats å *f. fastigiata* SPACH *viridis* och å *f. pendula* LODD.

5. Spolformigt, skaftadt cecidium med glatt yta och 5 längdlöpande, röda åsar; gallbildningen, som uppkommit genom deformation af en knopp och lifligt erinrar om ett moss-sporogonium, förorsakas af *Andricus callidoma* HARTIG ♀♀. [HOÜARD: 1254; ROSS: 1380]. — Näsbyholm. Ifrågavarande cecidium, hvilket tidigare icke torde hafva iakttagits i vårt land, har jag redan på annat ställe omnämnt (GERTZ, II). Insekten beskrifves af THOMSON (III, 784), som uppger densamma vara sällsynt och funnen vid Vidtsköfle och på Öland.

6. Spolformig, med rostbruna, senare affallande hår beklädd knopp: *Andricus solitarius* FONS. [HOÜARD: 1255]. — Ramlösa.

7. Saftiga, senare torra och svampiga, knölformiga utväxter från grenarna af äldre träd (ekäpplen); cecidierna, som innehålla talrika, äggformiga larvkamrar, förorsakas af *Biorrhiza pallida* OLIV. ♀♂. [HOÜARD: 1262]. — Svaneholm, Kallsjö, Alnarp, Dalby hage, Torup, Stehag, Sjöholmen, Esphult, Ramlösa, Kullaberg, Immeln. — Sannolikt är det dessa galläpplen, som LINNÉ (VI, 268) under sin skånska resa anträffade mellan Krageholm och Rydsgård.

8. Klotrund ansvällning af knopp med saftig, senare afflossnande bark; cecidiet förorsakadt af *Andricus globuli* HARTIG (syn. *Andricus inflator* HARTIG ♀♀). [HOÜARD: 1277]. — Har enligt THOMSON (III, 784) träffats flerstädes i Skåne.

9. Runda, tillspetsade, röda, tjockväggiga galler, insererade å barken af äldre stammar: *Trigonaspis megaptera* PANZER ♀♂. [HOÜARD: 1280]. — Arrie (THOMSONS samling), Svaneholm, Alnarp.

10. Små, rundade, enrummiga cecidier å yngre rötter, förorsakade af *Biorrhiza aptera* BOSC. (syn. *Biorrhiza pallida* OLIV. ♀♀). [HOÜARD: 1289]. — Svaneholm.

11. Stora, flerrummiga, mjuka, senare starkt förvedade, skrofliga och mörkbruna ansvällningar å äldre rötter, förorsakade af *Andricus radialis* FABR. (syn. *Andricus quercus-radialis* FABR. ♀♀). [HOÜARD: 1290]. — Kullaberg (THOMSONS samling).

12. Kägelformiga, i barken insänkta cecidier, hvilka vid mognaden öppna sig genom ett affallande lock: *Andricus corticis* HARTIG (syn. *Andricus quercus-corticis* L. ♀♀). [HOÜARD: 1291]. — Vombsjön, Lindholmen.

13. Kägelformiga, från basen mot spetsen radiärt fårade, rosenröda och köttiga, senare bruna och hårda cecidier å mestadels yngre stammar; flyghålet befinner

sig på sidan (ej i spetsen) af gallerna: *Andricus Sieboldi* HARTIG (syn. *Andricus testaceipes* HARTIG ♀♀). [HOUEAED: 1293]. — Ramlösa, Pålshö (Helsingborg).

14. Små, plattade, knutformiga galler å enåriga, förkortade samt mer eller mindre förtjockade och deformerade skottaxlar: *Andricus trilineatus* HARTIG (syn. *Andricus quercus-radialis* FABR. ♀♂). [HOUEAED: 1294]. — Ramlösa.

15. Bred omböjning och sammanläggning af bladflikarna mot undersidan jämte gul- eller rödfärgning af det deformerade partiet: *Macrodiplosis dryobia* F. Löw. [HOUEAED: 1306]. — Svaneholm, Hörby, Esphult, Skäralid, Ramlösa, Stenshufvud.

16. Bladkanten mellan flikarna smalt omböjd mot öfversidan: *Macrodiplosis volvens* KIEFF. [HOUEAED: 1307]. — Svaneholm, Eslöf, Esphult, Skäralid, Ramlösa.

17. Spolformig ansvällning af bladskäft eller medelnerv, förorsakad af *Andricus testaceipes* HARTIG ♀♂. [HOUEAED: 1318]. — Svaneholm, Ramlösa.

18. Å bladskifvans undersida körsbärsstora, klotrunda galler af blekt gulgrön eller på sidsidan röd färg samt äfven vid mognaden saftig konsistens (galläpplen): *Dryophanta folii* L. (syn. *Diplolepis quercus-folii* L. ♀♀). [HOUEAED: 1320]. — Näsbyholm, Svaneholm, Brodda, Krageholm, Björnstorp, Limhamn, Dalby hage, Södra Sandby, Reften, Eslöf, Tjörnarps, Linderöd, Esphult, Skäralid, Ljungbyhed, Ramlösa, Kullaberg.

19. Hvita, med gula, gröna och röda, sicksackformiga ribbor eller band tecknade galläpplen, hvilka sitta insererade på sidonerverna å bladskifvans undersida: *Dryophanta longiventris* HARTIG. [HOUEAED: 1322]. — Näsbyholm, Kallsjö, Svaneholm, Alnarp, Dalby hage, Södra Sandby, Reften, Ringsjötrakten, Linderöd, Esphult, Ljungbyhed, Skäralid, Ramlösa, Kullaberg.

20. Runda, hårda galler af ett senapskorns storlek; cecidierna, som äro glänsande gula och tecknade med fina, röda prickar, utspringa lateralt från bladundersidans (någon gång äfven öfversidans) nerver, där de äro insererade mellan tvenne valvellika, sedan cecidiet aflossnat, persisterande fjäll: *Andricus ostreus* GIRAUD. [HOUEAED: 1326]. — Malmö (stadsparken), Alnarp, Lund (botaniska trädgården, Helgonabacken), Djurslöf, Dalby hage, Reften, Ramlösa, Kullaberg. I Lunds botaniska trädgård äfven iakttagna å *f. Henzei* PETZ.

21. Glatta och glänsande, plattadt rundade gallbildningar å medelnervens och sidonervernas undersida; cecidierna, som ha torr och hård, ehuru tunn vägg och nå storleken af mindre ärtor, förorsakas af *Dryophanta divisa* HARTIG. [HOUEAED: 1328]. — Näsbyholm, Svaneholm, Alnarp, Dalby hage, Reften, Övedskloster, Ringsjötrakten, Skartofta, Esphult, Skäralid, Ljungbyhed, Ramlösa.

22. Plattade eller något skålförmiga, glatta och karminröda skifvor, merendels insererade å bladets undersida: *Neuroterus laeviusculus* SCHENCK (syn. *Neuroterus albipes* SCHENCK ♀♀). [HOUEAED: 1332]. — Näsbyholm, Bökeberg, Alnarp, Dalby hage, Reften, Eslöf, Skartofta, Ringsjötrakten, Tjörnarps, Esphult, Skäralid, Ljungbyhed, Kullaberg.

23. Brungula, å bladundersidan insererade skifvor med form af cirkelrunda, plankonvexa linser; den svagt koniskt hvälfda utsidan täckt af rostfärgade, i tidi-

gare stadier karminröda stjärnhår: *Neuroterus lenticularis* OLIV. (syn. *Neuroterus quercus-baccarum* L. ♀♀). [HOUARD: 1336]. — Näsbyholm, Dybeck, Kallsjö, Svaneholm, Bökeberg, Yddingen, Alnarp (såväl å hufvudarten som å *f. fastigiata* SPACH *viridis* och *f. pendula* LODD.), Malmö (stadsparken), Lund (botaniska trädgården, Helgonabacken), Dalby hage, Reften, Torup, Björnstorp, Dagstorp, Svalöf, Eslöf, Skartofta, Övedskloster, Stehag, Rönneholms mosse vid Ringsjön, Snogeröd, Tjörnarp, Esphult, Skäralid, Ljungbyhed, Kulla Gunnarstorp, Ramlösa, Kullaberg. Ha i Lunds botaniska trädgård äfven träffats å *f. Henzei* PETZ. — Allmänna. I fossilt tillstånd har cecidiet af *Neuroterus lenticularis* OLIV. funnits af mig i Gärdslöfs torfmosse (GERTZ, III, 537).

24. Galler af liknande utseende som föregående, men mindre och mera gleshåriga samt med knoppliknande upphöjning i midten: *Neuroterus fumipennis* HARTIG. [HOUARD: 1338]. — Reften. Insekten har tidigare anträffats af THOMSON (III, 789) å samma lokal.

25. Skiffformiga gallbildningar på bladskifvans undersida med afrundad, förtjockad kant och fördjupadt midtfält; cecidierna sidenglänsande af långa, tätt ställda, radiärt riktade hår: *Neuroterus numismatis* OLIV. [HOUARD: 1340]. — Näsbyholm, Kallsjö, Bökeberg, Skatteberga (Södra Sandby s:n), Reften, Dalby hage, Eslöf, Skartofta, Skäralid, Ljungbyhed, Ramlösa, Kullaberg. Fossil har gallbildningen af mig träffats i Gärdslöfs torfmosse.

26. Ägg- eller päronformiga, oskaftade, på längden kölade cecidier i bladkanten, förorsakade af *Andricus marginalis* ADLER ♀♀. [HOUARD: 1347]. — Ramlösa.

27. Blåsformigt, glatt, gulfärgadt cecidium, framträdande å bladets båda sidor; i midten af cecidiets hålighet en liten brun, äggformig innergall; bladskifvan krökt, vriden och deformerad: *Andricus curvator* HARTIG ♀♂. [HOUARD: 1351]. — Näsbyholm, Brodda, Krageholm, Bökeberg, Malmö (stadsparken), Alnarp, Lunds botaniska trädgård, Eslöf, Esphult, Ramlösa, Kullaberg, Stenshufvud.

28. Druflika, saftiga, genomskinande galläpplen med glatt, rödådrig yta och fästade med bred ansatsyta å bladundersidan; vid mognaden förtorkande: *Neuroterus baccarum* L. (syn. *Neuroterus quercus-baccarum* L. ♀♂). [HOUARD: 1355]. — Näsbyholm, Svaneholm, Krageholm, Malmö (stadsparken), Alnarp (såväl å hufvudarten som å *f. fastigiata* SPACH *viridis* och *f. pendula* LODD.), Lund (botaniska trädgården), Bökeberg, Torup, Dalby hage, Reften, Eslöf, Ringsjötrakten, Svalöf, Åstorp, Skäralid, Kullaberg.

*Quercus sessiliflora* SALISB.

1. Bred omböjning och sammanläggning af bladflikarna mot undersidan jämte gul- eller rödfärgning af det deformerade partiet: *Macrodiplosis dryobia* F. Löw. [HOUARD: 1306]. — Oppmanna.

2. Bladkanten mellan flikarna smalt omböjd mot öfversidan: *Macrodiplosis volvens* KIEFF. [HOUARD: 1307]. — Oppmanna.

3. Stora, klotrunda galläpplen på bladskifvans undersida, förorsakade af *Dryophanta folii* L. (syn. *Diplolepis quercus-folii* L. ♀♀). [HOUARD: 1320]. — Dalby hage.

4. Små, rundade, inom valvelliknande fjäll insererade cecidier, förorsakade af *Andricus ostreus* GIRAUD. [HOUARD: 1326]. — Alnarp, Lunds botaniska trädgård (å *f. mespilifolia* WALLR.), Glimminge (Broby s:n), Skarvik (Hjersås s:n), Högsma (Glimåkra s:n) (å *f. subintegrifolia* J. PERS.).

5. Rundade, rostfärgade, skiflika cecidier å bladskifvans undersida, framkallade af *Neuroterus lenticularis* OLIV. (syn. *Neuroterus quercus-baccarum* L. ♀♀). [HOUARD: 1336]. — Alnarp, Lunds botaniska trädgård (å *f. mespilifolia* WALLR.), Högsma (Glimåkra s:n) (å *f. subintegrifolia* J. PERS.).

6. Druflika, saftiga, genomskinande galläpplen, förorsakade af *Neuroterus baccarum* L. (syn. *Neuroterus quercus-baccarum* L. ♀♂). [HOUARD: 1355]. — Alnarp, Lunds botaniska trädgård. Å sistnämnda fyndort träffades cecidierna å *f. mespilifolia* WALLR.

*Quercus conferta* KIT.

1. Rundade, rostfärgade, skiflika cecidier å bladundersidan, förorsakade af *Neuroterus lenticularis* OLIV. (syn. *Neuroterus quercus-baccarum* L. ♀♀). [HOUARD: 1437]. — Lunds botaniska trädgård.

2. Små, rundade, inom tvenne valvellika fjäll inneslutna cecidier, förorsakade af *Andricus ostreus* GIRAUD. [HOUARD: 1442]. — Lunds botaniska trädgård.

*Quercus Cerris* L.

1. Rundade, rostfärgade, skiflika cecidier å bladskifvans undersida, förorsakade af *Neuroterus lenticularis* OLIV. (syn. *Neuroterus quercus-baccarum* L. ♀♀). [HOUARD: 1868]. — Helsingborg.

*Quercus discolor* AIT.

1. Internodierna i skottets spets förkortade och klubblikt ansvällda, med hålighet i midten, innehållande en brunfärgad, äggformig innergall: *Andricus inflator* HARTIG. — Lunds botaniska trädgård.

2. Små, rundade, inom tvenne valvellika fjäll inneslutna cecidier, förorsakade af *Andricus ostreus* GIRAUD. — Lunds botaniska trädgård.

3. Stora, klotrunda galläpplen på bladskifvans undersida, förorsakade af *Dryophanta folii* L. (syn. *Diplolepis quercus-folii* L. ♀♀). — Lunds botaniska trädgård.

## Ulmaceae.

*Ulmus scabra* MILL.

1. Stora, punglika gallbildningar på bladets öfversida, förorsakade af *Tetra-neura ulmi* DE GEER. [HOUARD: 2066]. — Skurup, Lund (botaniska trädgården), Eslöf, Sjöholmen vid Ringsjön, Hörby, Rönnemölla, Linderöd, Espult, Esperöd, Skäralid, Ljungbyhed, Ramlösa. Cecidiet redan omnämndt af LINNÉ, som fann det vid Malmö och vid Stenshufvud (VI, 130, 203).

2. Tillbakarullning af den förtjockade, blekta bladkanten, förorsakad af *Schizo-*

*neura ulmi* L. [HOUARD: 2067]<sup>1</sup>. — Ystads sandskog, Skurup, Klågerup, Lund (botaniska trädgården), Eslöf, Sjöholmen vid Ringsjön, Hörby, Linderöd, Esphult, Skärälid, Ramlösa.

*Ulmus foliacea* GILIB.

1. Stora, punglika gallbildningar på bladets öfversida, förorsakade af *Tetraneura ulmi* DE GEER. [HOUARD: 2048]. — Råby (Ringsjötrakten).

2. Tillbakarullning af den förtjockade, blekta bladkanten, förorsakad af *Schizoneura ulmi* L. [HOUARD: 2050]. — Alnarp (å *f. suberosa* MOENCH.).

*Ulmus laevis* PALL.

Små, klotrunda cephaloneer på bladets ofvansida, förorsakade af *Eriophyes brevipunctatus* NAL. [HOUARD: 2056]. — Lund (botaniska trädgården, Tunaparken), Bjerred.

### Urticaceae.

*Urtica dioica* L.

Grönhvita, broskiga förtjockningar å bladskifvan, framkallade af *Perrisia urticae* PERRIS. [HOUARD: 2095]. — Ystads sandskog, Bingsmarken, Dybeck, Hassle Bösarp, Näsbyholm, Svaneholm, Kallsjö, Malmö, Lomma, Söderhvidinge, Dagstorp, Dalby hage, Ringsjötrakten, Linderöd, Skärälid, Ramlösa.

### Polygonaceae.

*Rumex Hydrolapathum* HUDS.

Lokal krusning eller veckning af bladskifvan, åtföljd af rödfärgning å det deformerade partiet: *Aphid.* [HOUARD: 2117]. — Bingsmarken, Kallsjö.

*Rumex domesticus* HN.

Lokal krusning eller veckning af bladskifvan, åtföljd af rödfärgning å ifrågasvarande bladparti: *Aphid.* [HOUARD: 2116]. — Skurup, Esphult.

*Rumex conglomeratus* MURR.

Skottaxeln obetydligt förtjockad med larvkammare i märgen; cecidiet sannolikt härrörande af *Apion violaceum* KIRBY. — Malmö.

*Rumex Acetosa* L.

Skottaxeln obetydligt förtjockad med larvkammare i märgen: *Apion violaceum* KIRBY. [HOUARD: 2138]. — Skurup.

*Rumex Acetosella* L.

Oregelbundna ansvällningar af rötterna, sannolikt förorsakade af *Sesia* sp. [HOUARD: 2131]. — Dalaled (Skurups s:n).

<sup>1</sup> I TRÄGÅRDHS arbete öfver Sveriges skogsinsekter (Stockholm 1914) ha dessa båda, å *Ulmus* allmänt uppträdande cecidozoer felaktigt identifierats. *Schizoneura ulmi* går sålunda under namnet *Tetraneura ulmi*, medan den verkliga *Tetraneura ulmi* bestämts såsom *Schizoneura lanuginosa* HARTIG, en art, som emellertid har sydligare utbredningsområde och icke torde hafva anträffats i vårt land. Den seuare förekommer t. ex. i Pfalz, där den sommaren 1914 iaktogs af mig i mängd vid Neuhausen (stranden af Alt-Rhein).

*Polygonum amphibium* L.  $\beta$  *terrestre* REICH.

Tillbakarullning af den förtjockade, rödfärgade bladkanten, förorsakad af *Persia persicariae* L. [HOARD: 2161]. — Falsterbo (LAGERHEIM, V, 21), Bingsmarken, Höllviken, Flyinge, Skurup, Svaneholm, Näsbyholm, Kallsjö, Hvellinge, Malmö (Pildammsmarken, Limhamnsfältet), Hohög, Dalby hage, Örup (Esarps s:n), Keflinge, Vesterstad, Eslöf, Hörby, Ramlösa. — Allmän.

*Polygonum amphibium* L.  $\delta$  *glandulosum* BRYHN.

Tillbakarullning af den förtjockade, rödfärgade bladkanten, förorsakad af *Persia persicariae* L. — Grödstorp (Gladsax s:n).

*Polygonum aviculare* L.

Krökning af den lokalt gul- eller rödfärgade bladskefvan jämte tillbakarullning af bladkanten; cecidiet synes öfverensstämma med det, som, enligt uppgift hos GREVILLIUS och NIESSEN (III, 26), härrör af *Sipha polygoni* SCHOUTEDEN. [HOARD: 2155]. — Sandåkra (Skurups s:n), Malmö (Limhamnsfältet), Lund, Skärålid.

### Chenopodiaceae.

*Chenopodium album* L.

Blekning och sammanrullning af bladskefvorna, förorsakade af *Aphis atriplicis* L. [HOARD: 2182]. — Dalaled (Skurups s:n), Malmö (Pildammsmarken), Lomma, Bjerred, Dagstorp, Esphult, Ramlösa.

*Chenopodium glaucum* L. och *Ch. rubrum* L.

Blekning och sammanrullning af bladskefvorna, förorsakade af *Aphis atriplicis* L. [HOARD: 6587]. — Malmö (Ribersborg).

*Atriplex patulum* L.

Blekning och sammanrullning af bladskefvorna, förorsakade af *Aphis atriplicis* L. [HOARD: 2197]. — Skanör, Dalaled (Skurups s:n), Lomma, Esphult.

Ifrågavarande, af *Aphis atriplicis* L. härrörande cecidium har vidare anträffats å följande *Atriplex*-arter: *A. laciniatum* L., *A. latifolium* Wg., *A. prostratum* BOUCH. (å samtliga tre funnet vid Ribersborg nära Malmö), *A. hastatum* (L.) Wg. [HOARD: 2204] (Malmö vid Ribersborg, Lomma, Bjerred, Pålsjö [Helsingborg]) och *A. litorale* L. [HOARD: 2200] (Malmö vid Ribersborg, Lomma, Ramlösa, Pålsjö [Helsingborg], Kullaberg).

Enligt WESTERLUND (I, 3) uppsväller roten ofta hos *Atriplex*-arter något nedanför stjälken till en stundom mycket stor knöl, i hvilken träffas 1—3 insektlarver. Roten är därvid inuti rödfärgad, annars hvit. SOPHIE ROSTRUP, som anför (I, 29) dylika deformationer från ett ställe å Själland, anser dem härröra från *Cleonus albidus* FABR. [HOARD: 2194 m. fl.].

### Caryophyllaceae.

*Stellaria Holostea* L.

Iurullning af bladkanten uppåt och sabelformig böjning af bladskefvan; morfologiskt öfverensstämmer cecidiet till alla delar med det, som tillskrifves *Brachy-*

*colus stellariae* HARDY. [HOVARD: 2312]. — Svaneholm, Näsbyholm, Alnarp, Torup, Ringsjötrakten.

*Stellaria palustris* (MURR.) RETZ.

Inrullning af bladkanten uppåt och sabelformig böjning af bladskeifvan, förorsakade af *Eriophyes atrichus* NAL. [HOVARD: 2318]. — Hassle Bösarp, Svaneholm, Dagstorp.

*Stellaria graminea* L.

Kantinerullning uppåt och sabelböjning af bladskeifvan, förorsakade af *Eriophyes atrichus* NAL. [2321]. — Svaneholm, Kullaberg.

*Cerastium arvense* L.

Förkortning af de terminala stamleden, abnorm hårbeklädnad och hypertrofi af bladskeifvorna i förening med kladomani: *Eriophyes cerastii* NAL. [HOVARD: 2350]. — Malmö (Limhamnsfältet).

*Cerastium caespitosum* GILIB.

1. Skottspetsen förkortad och bildande med de förstörade bladen en rundad, hufvudlik bildning: *Trioza cerastii* H. LÖW. [HOVARD: 2335]. — Esphult, Kullaberg.

2. Liknande gallbildning, men guldfärgad och äggformig: *Aphis cerastii* KALT. [HOVARD: 2336]. — Skurup, Reften.

*Silene vulgaris* (MOENCH.) GARCKE.

1. Förkortning af inflorescensens stamled samt deformation och virescens af blommorna: *Aphis cucubali* PASS. [HOVARD: 2262]. — Dalaled (Skurups s:n), Sjörup (Sjörup s:n), Hvellinge, Malmö (Ribersborg, Bellevue).

2. Stamleden förkortade och bladen rosettliskt gytttrade med lokalt omböjd kant: *Aphis cucubali* PASS. [HOVARD: 2263]. — Dalaled (Skurups s:n), Sjörup (Sjörup s:n), Hvellinge, Malmö (Ribersborg, Bellevue).

## Ranunculaceae.

*Thalictrum simplex* L.

Klotformig uppsvällning af frukterna, förorsakad af *Clinodiplosis thalicticola* RÜBS. [HOVARD: 2446]. — Ödåkra.

## Papaveraceae.

*Papaver dubium* L.

Frukten oregelmässigt ansvälld och omvandlad till ett kompakt, med talrika larvkamrar försedt cecidium: *Aulax papaveris* PERRIS. [HOVARD: 2481]. — Dalaled (Skurups s:n), Skurup.

*Papaver Rhoeas* L.

Frukten oregelmässigt ansvälld och omvandlad till ett kompakt, flerrummigt cecidium: *Aulax papaveris* PERRIS. [HOVARD: 2477]. — Skurup, Lindholmen, Lund.



## Cruciferae.

*Alliaria officinalis* ANDRZ.

Spolförmig ansvällning af roten, förorsakad af *Ceutorrhynchus* sp. — Kristianstad.

*Sisymbrium officinale* (L.) SCOP.

Hufvudlik sammandragning af blomställningen, förorsakad af *Aphis nasturtii*

KALT. [HOUARD: 2518]. — Malmö (Limhamnsfältet).

*Sinapis arvensis* L.

Förtjockning af stammen, förorsakad af *Koleopter*; cecidiet möjligen identiskt med HOUARDS: 2609. — Ystad.

*Diplotaxis muralis* (L.) DC.

Ansvällning af skottaxeln, förorsakad af *Ceutorrhynchus* sp. — Helsingborg.

*Brassica Rapa* L.

Blommorna uppsvällda, deformerade och slutna: *Dasyneura raphanistri* KIEFF. [HOUARD: 2583]. — Löfvestad.

*Brassica Napus* L.

Knölformig ansvällning af roten, förorsakad af *Ceutorrhynchus sulcicollis* GYLL. (= *C. pleurostigma* MARSH.). [HOUARD: 2597]. — Ystad (THOMSONS samling).

*Brassica oleracea* L.

Buckling, hoprullning och lokal affärgning af bladen, förorsakade af *Aphis brassicae* L. [HOUARD: 2578]. — Skurup, Alnarp, Lomma, Reften, Ramlösa.

*Raphanus Raphanistrum* L.

Ärtstor, köttig ansvällning af roten, förorsakad af *Ceutorrhynchus pleurostigma* MARSH. [HOUARD: 2629]. — Holmeja, Sandhammaren.

*Raphanus sativus* L.

Köttig ansvällning af roten, förorsakad af *Ceutorrhynchus pleurostigma* MARSH. — Norra Sandby.

*Barbarea stricta* ANDRZ.

Starkt ansvällda, slutna och deformerade blommor: *Dasyneura sisymbrii* SCHRANK. — Bosarps mosse.

*Roripa amphibia* (L.) BESS.

Blommor slutna, ansvällda, äggformiga: *Contarinia nasturtii* KIEFF. — Kallsjö, Stehag (å *f. indivisa* DC.), Nefvitshög.

*Roripa amphibia* (L.) BESS. × *palustris* (L.) BESS.

Blommor slutna, ansvällda och deformerade: *Contarinia nasturtii* KIEFF. — Trolleberg, Södra Åsum, Tolånga.

*Roripa palustris* (L.) BESS. × *silvestris* (L.) BESS.

Blommor slutna, ansvällda och deformerade: *Contarinia nasturtii* KIEFF. — Viby.

*Cardamine pratensis* L.

1. Lokal ansvällning af skidan, framkallad af *Cecidomyid*. [HOUARD: 2663]. — Skurup.

2. Blommor slutna och deformerade, delvis virescenta: *Perrisia cardaminis* WINN. [HOUARD: 2665]. — Skurup.

3. Blommor fyllda till följd af petalisation i ståndare- och fruktbladskransarna; deformationen härrör af *Eriophyid*. [HOUARD: 2666]. — Linderöd (å *f. paludosa* KNAF).

*Draba verna* L.

Stjälken sammandragen och äggformigt ansvälld: *Ceutorrhynchus hirtulus* GERMAR. [HOUARD: 2688]. — Billebjer, Dalby hage.

*Arabidopsis thaliana* (L.) SCHUR.

Spolförmig ansvällning af skottaxeln, förorsakad af *Ceuthorrhynchus atomus* BOHEM. [HOUARD: 2696]. — Söderhvidinge, Stehag, Norra Möinge (Asmundtorps s:n).

*Turritis glabra* L.

Förkortning af inflorescensen och virescens, framkallade af en *Aphid*. [HOUARD: 2697]. — Saritslöf (Skurups s:n), Reften, Degeberga.

### Saxifragaceae.

*Ribes nigrum* L.

1. Sammanhopning af krusiga blad i grenspetsarna, förorsakad af *Aphis grossulariae* KALT. [HOUARD: 2792]. — Skurup, Lunds botaniska trädgård (å *f. laciniatum* HORT.).

2. Ansvällning och deformation af knopparna, förorsakade af *Eriophyes ribis* NAL. [HOUARD: 2793]. — Lunds botaniska trädgård (å *f. apifolium* HORT.).

3. Röda bucklor på bladen, förorsakade af *Myzus ribis* L. [HOUARD: 2794]. — Skurup, Barsebäck.

*Ribes rubrum* (L.) LAM.

1. Sammanhopning af krusiga blad i grenspetsarna, förorsakad af *Aphis grossulariae* KALT. [HOUARD: 2806]. — Malmö.

2. Röda bucklor på bladen, förorsakade af *Myzus ribis* L. [HOUARD: 2808]. — Skurup, Klågerup, Djurslöf, Arrie, Malmö, Lunds botaniska trädgård (å hufvudarten samt å *var. spicatum* ROBS. och *var. acerifolium* HORT.), Flyinge (Södra Sandby s:n), Söderhvidinge, Barsebäck, Hörby, Farhult vid Skelderviken (å *f. pubescens* SW.).

*Ribes aureum* PURSH.

Sammanhopning af krusiga blad i grenspetsarna, förorsakad af *Aphis grossulariae* KALT. [HOUARD: 2809]. — Malmö (stadsparken), Lund (Helgonabacken), Helsingborg.

*Ribes petraeum* WULF.

Röda bucklor på bladen, förorsakade af *Myzus ribis* L. [HOUARD: 2803]. — Lunds botaniska trädgård.

*Ribes caucasicum* BIEB.

Röda bucklor på bladen, förorsakade af *Myzus ribis* L. [HOUARD: 2814]. — Lunds botaniska trädgård.

*Ribes multiflorum* WALDST. & KIT.

Röda bucklor på bladen, förorsakade af *Myzus ribis* L. [HOUARD: 6743]. — Lunds botaniska trädgård.

*Ribes sanguineum* PURSH.

Sammanhopning af krusiga blad i greuspetsarna, förorsakad af *Aphis grossulariae* KALT. — Malmö (stadsparken).

*Philadelphus coronarius* L.

Buckling och inrullning af skottspetsens blad, förorsakade af en *Aphis*, sannolikt *Aphis viburni* SCOP. [HOUARD: 2783]. — Malmö (stadsparken).

## Rosaceae.

*Spiraea salicifolia* L.

Förkortning af de terminala stamleden samt veckning, inrullning och afvärgning af bladskifvorna: *Macrosiphum ulmariae* SCHRANK. [HOUARD: 2822]. — Ystads sandskog, Malmö stadspark.

*Cotoneaster integerrima* MEDIK.

Små, rundade förtjockningar eller cephaloneer på bladskifvan, förorsakade af *Eriophyes piri* PAGENST. [HOUARD: 2843]. — Stenshufvud.

*Cotoneaster melanocarpa* LODD.

Små, rundade förtjockningar eller cephaloneer på bladskifvan, härrörande af *Eriophyes piri* PAGENST. — Stenshufvud.

*Pyrus Malus* L.

1. Inrullning och rödfärgning af bladkanten, förorsakade af *Perrisia mali* KIEFF. [HOUARD: 2885]. — Skurup, Söderhvidinge (på odlade formen).

2. Bladen i skottspetsen oregelbundet krusiga, tillbakarullade och ofta lokalt rödfärgade genom inverkan af *Aphider*. Sannolikt föreligga flera arter; enligt HOUARD uppträda å *Pyrus Malus* fem gallbildande aphider [HOUARD: 2886—2890], hvilka frambringa morfologiskt med hvarandra öfverensstämmande deformationer. — Skurup, Svaneholm, Eslöf, Esphult (å odlade formen).

3. Ljusgröna eller röda, till slut svarta förtjockningar på bladskifvan, förorsakade af *Eriophyes piri* PAGENST. [HOUARD: 2891]. — Österslöv (TULLGREN, II, 23).

4. Bladkanten hårig och förtjockad, bildande en uppåtstående, ljusare färgad söm: *Eriophyid*. [HOUARD: 2884, 2900]. — Dalby hage, Pålsjö (Helsingborg) (å den vilda), Skäralid (å den odlade formen).

5. Hvitt, senare rostfärgadt erineum på bladets undersida [*Erineum malinum* DC.], förorsakadt af *Eriophyes malinus* NAL. [HOUARD: 2892, 2897]. — Skurup (å odlade formen), Näsbyholm, Dalby hage, Ringsjötrakten, Sjörup (Häglingsen), Skäralid, Ramlösa, Kullaberg (å sistnämnda sju lokaler funnet på den vilda formen).

*Pyrus communis* L.

1. Bladskifvan med stora, gul- eller rödfärgade bucklor och inrullad bladkant; cecidiet framkalladt af *Myzus oxyacanthae* KOCH. [HOUARD: 2870]. — Skurup.

2. Ljusgröna eller röda, till slut svarta förtjockningar på bladskifvan, förorsakade af *Eriophyes piri* PAGENST. [HOUARD: 2871]. — Skurup, Alnarp, Lund, Söderhvidinge, Hörby, Ramlösa, Pålsjö (Helsingborg), Simrishamn.

*Sorbus Aria* (L.) CR.

Svarta pustler i bladparenkymet, förorsakade af *Eriophyes piri* PAGENST. [HOUARD: 2919]. — Kullaberg.

*Sorbus Aucuparia* L.

Gröna, till slut svarta pustler i bladparenkymet förorsakade af *Eriophyes piri* PAGENST. [HOUARD: 2912]. — Ystads sandskog, Bingsmarken, Lunds botaniska trädgård, Bjerred, Fågelsång, Harlösa, Sonnarp (Asks s:n), Gudmuntorp, Sjörup (Häginge s:n), Skäralid, Ramlösa, Västra Karup, Farhult, Kullaberg. — Allmänna.

*Crataegus oxyacantha* L.

1. Ansvällning af fruktämnena och omogna frukter, förorsakad af *Anthonomus pomorum* L. [HOUARD: 2939]. — Bökeberg.

2. Bladen i skottspetsen rosettlikt gytttrade, buckliga och bärande röda, hufvudlika emergenser; cecidiet framkalladt af *Perrisia crataegi* WINN. [HOUARD: 2942]. — Näsbyholm, Dybeck, Skönabäck, Malmö (Pildammsmarken, Lundavägen), Åkarp, Lomma, Bjerred, Lunds botaniska trädgård, Reften, Dagstorp, Eslöf, Ringsjötrakten, Skäralid, Kullaberg, Gladsax. — Förekomma allmänt.

3. Bladkanten inrullad och täckt med hvita, senare bruna hår [*Erineum clandestinum* GREV., *oxyacanthae* PERS.]: *Eriophyes goniothorax* NAL. [HOUARD: 2948]. — Gislöfs stjärna, Esperöd, Bökeberg, Lunds botaniska trädgård, Reften, Ringsjötrakten, Esphult, Kullaberg.

4. Gul- eller rödfärgade blåsor jämte lokal kantinrullning å bladskifvan: *Myzus oxyacanthae* KOCH. [HOUARD: 2953]. — Skurup, Näsbyholm, Kallsjö, Svaneholm, Bökeberg, Malmö, Eslöf, Hörby, Söderhvidinge, Skäralid, Ramlösa, Kullaberg, Håstads brinkar vid Råbelöfssjön.

5. Rosett af deformerade, blåsigt uppdrifna blad i skottspetsarna; cecidiet förorsakadt af *Aphis piri* FONSC. [HOUARD: 2954]. — Malmö (Pildammsmarken), Esphult.

*Crataegus monogyna* JACQ.

1. Bladen rosettlikt gytttrade i skottspetsen, buckliga och täckta af röda, hufvudlika emergenser: *Perrisia crataegi* WINN. [HOUARD: 2942]. — Näsbyholm, Sandåkra, Skönabäck, Malmö (Pildammsmarken), Dalby hage, Reften, Eslöf, Skäralid, Ramlösa.

2. Bladkanten inrullad och täckt med hvita, senare bruna hår [*Erineum clandestinum* GREV., *oxyacanthae* PERS.]: *Eriophyes goniothorax* NAL. [HOUARD: 2948]. — Hassle Bösarps, Bökeberg, Dalby hage, Reften, Ringsjötrakten, Esphult, Ramlösa, Pålsjö (Helsingborg), Kullaberg.

3. Gul- eller rödfärgade blåsor jämte lokal kantinrullning å bladskifvan: *Myzus oxyacanthae* KOCH. [HOUARD: 2953]. — Näsbyholm, Svaneholm, Bökeberg, Skäralid, Gladsax.

4. Rosett af deformerade, blåsigt uppdrifna blad i skottspetsarna; cecidiet förorsakadt af *Aphis piri* FÖNSC. [HOÜARD: 2954]. — Malmö (Pildammsmarken), Esphult.

*Rubus idaeus* L.

1. Spolformig, på ytan småknottrig ansvällning af skottaxeln, förorsakad af *Diastrophus rubi* HARTIG. [HOÜARD: 2963]. — Silfåkra (Torna härad), Esphult.

2. Vridning, krusning och omböjning af bladskifvan, förorsakade af *Nectarosiphum rubi* KALT. [HOÜARD: 2968]. — Svaneholm.

*Rubus suberectus* ANDS.

1. Sammetsglänsande, abnorm hårbeklädnad på bladundersidan [*Phyllerium rubi* FRIES], förorsakad af *Eriophyes gibbosus* NAL. [HOÜARD: 2971]. — Broby, Hesselholm, Osby.

2. Vridning, krusning och omböjning af bladskifvan, förorsakad af *Nectarosiphum rubi* KALT. — Hesselholm.

*Rubus fissus* LINDL.

Sammetsglänsande, abnorm hårbeklädnad på bladets undersida [*Phyllerium rubi* FRIES], förorsakad af *Eriophyes gibbosus* NAL. [HOÜARD: 2972]. — Hesselholm.

*Rubus fruticosus* L.

1. Spolformig, på ytan småknottrig ansvällning af skottaxeln, förorsakad af *Diastrophus rubi* HARTIG. [HOÜARD: 2975]. — Kullaberg.

2. Vridning, krusning och omböjning af bladskifvan, förorsakad af *Nectarosiphum rubi* KALT. [HOÜARD: 2979]. — Näsbyholm, Ringsjötrakten, Ramlösa, Pålsjö (Helsingborg).

3. Ljusgrön, sidenglänsande hårbeklädnad på bladets undersida [*Phyllerium rubi* FRIES], förorsakad af *Eriophyes gibbosus* NAL. [HOÜARD: 2982]. — Svaneholm Esphult, Röstånga, Skärälid, Ramlösa, Kulla Gunnarstorp.

*Rubus Lindebergii* P. I. MÜLL.

Spolformig, på ytan småknottrig ansvällning af skottaxeln, förorsakad af *Diastrophus rubi* HARTIG. — Esphult.

*Rubus caesius* L.

1. Spolformig, på ytan småknottrig ansvällning af skottaxeln, förorsakad af *Diastrophus rubi* HARTIG. [HOÜARD: 3023]. — Uppåkra (THOMSONS samling), Kristianstad.

2. Vridning, krusning och omböjning af bladskifvan, sannolikt förorsakad af *Nectarosiphum rubi* KALT. — Näsbyholm.

*Potentilla argentea* L.

Spolformig, flerrummig ansvällning af stamled eller bladskäft, förorsakad af *Diastrophus Mayri* REINHARD. [HOÜARD: 3074]. — Svaneholm, Igellösa, Pålsjö (Helsingborg).

*Potentilla Crantzii* BECK.

Abnorm, filtartad hårbeklädnad på bladen, förorsakad af *Eriophyes parvulus* NAL. [HOÜARD: 3081]. — Limhamn, Fågelsång.

*Potentilla erecta* (L.) HAMPE.

Små, rundade ansvällningar å bladskäftet, ofta förenade till större grupper: *Xestophanes brevitorsis* THOMS. [HOVARD: 3064]. — Torup, Romeleklint, Hökön, Gyllsboda, Vittsjö.

*Potentilla procumbens* SIBTH.

Stora, rundade, en- eller flerrummiga ansvällningar å utlöparna, ej sällan pärlbandslikt grupperade: *Xestophanes potentillae* RETZ. — Eslöf.

*Potentilla reptans* L.

1. Stora, rundade, en- eller flerrummiga ansvällningar å bladskäft och stolonier, ej sällan pärlbandslikt grupperade: *Xestophanes potentillae* RETZ. [HOVARD: 3060]. — Skurup, Malmö, Lomma, Lund, Dalby, Ringsjötrakten.

2. Liknande gallbildning, förorsakad af *Xestophanes foveicollis* THOMS. — Lund (THOMSON, III, 804).

*Geum urbanum* L.

Krusning och fläckvis uppträdande, abnorm hårbeklädnad å bladskifvan [*Eri-neum gei* FRIES], förorsakade af *Eriophyes nudus* NAL. [HOVARD: 3088]. — Lund (botaniska trädgården).

*Geum rivale* L.

1. Krusning och fläckvis uppträdande, abnorm hårbeklädnad å bladen [*Eri-neum gei* FRIES], förorsakade af *Eriophyes nudus* NAL. [HOVARD: 3089]. — Krageholm (å f. *hybridum* WULF.), Dagstorps mosse. Cecidiet anträffadt af ELIAS FRIES (I, 220) vid Kullaberg.

2. Skrynkling af bladskifvan och hypertrofiering af nerverna, förorsakade af *Diplosin*. [HOVARD: 3091]. — Svaneholm, Dagstorp.

*Filipendula Ulmaria* (L.) MAXIM.

1. Bladytan med gulgröna, af röda ringar omgifna, svulstliknande utbuktningar eller broskigt förtjockade veck; cecidiet framkalladt af *Perrisia Engstfeldi* RÜBS. [HOVARD: 2837]. — Nybro vid Ystad, Dalby hage, Svaneholm, Dagstorp, Ringsjön (Rönneholms mosse), Esphult, Sjörup (Häglinge s:n), Skäralid.

2. Bladundersidan med 1 mm. breda, af en gulfärgad zon omgifna fördjupningar: *Perrisia pustulans* RÜBS. [HOVARD: 2838]. — Dybeck, Svaneholm, Skäralid, Ramlösa, Vällufs skog.

3. Hufvud- och sidonerver med ofvan klotformiga, undertill kägelformigt tillspetsade, håriga cephaloneer: *Perrisia ulmariae* BREMI. [HOVARD: 2839]. — Nybro vid Ystad, Dybeck, Svaneholm, Dalby hage, Reften, Torna Hällestad, Dagstorp, Ringsjötrakten, Hör, Hörby, Sjörup (Häglinge s:n), Skäralid, Ramlösa, Kullaberg, Östra Ljungby, Åhus i Espet. Fossilt har cecidiet funnits i Benestads kalktuff (GERTZ, III, 536).

4. Ansvällning och S-formig krökning af småbladens medelnerv: *Eriophyid*. [HOVARD: 2840]. — Näsbyholm, Ringsjön (Rönneholms mosse).

*Filipendula hexapetala* GILIB.

Flaskformade gallbildningar på bladets nerver, i synnerhet på medelnerven,

som till följd däraf blir på undersidan starkt förtjockad; cecidierna förorsakade af *Perrisia ulmariae* BREMI. [HOUARD: 2830]. — Torekov, Stenshufvud.

*Rosa canina* L.

1. Tillbakarullning af bladkanten, förorsakad af *Blennocampa pusilla* KLUG. [HOUARD: 3183]. — Näsbyholm, Dalby hage, Reften, Ringsjötrakten.

2. Sammanvikning efter medelnerven och baljlik uppsvällning af småbladen, förorsakade af *Perrisia rosarum* HARDY. [HOUARD: 3186]. — Dalby hage, Ringsjötrakten, Ramlösa, Pålsjö (Helsingborg).

3. Galläpplen på grenar, blad eller frukter, täckta af långa, greniga, röda eller gröna hår; cecidierna förorsakade af *Rhodites rosae* L. [Sömntorn, Bedeguar]. [HOUARD: 3187]. — Torup, Dalby hage, Reften, Söderhvidinge, Hällestad, Ringsjötrakten, Osbyholm, Hörby, Sjöbo, Esphult, Tollarp, Ramlösa, Pålsjö (Helsingborg), Kulla Gunnarstorp, Kullaberg, Simrishamn, St. Olof.

4. Ärtstora, enrummiga, tornbärande cecidier af rosenröd färg, insererade å bladskifvan: *Rhodites rosarum* GIRAUD. [HOUARD: 3189]. — Bökeberg, Pålsjö (Helsingborg).

5. Runda, glatta, tunnväggiga galläpplen, fästade i regeln på bladets undersida: *Rhodites eglanteriae* HARTIG. [HOUARD: 3191]. — Näsbyholm, Kallsjö, Reften, Ringsjötrakten, Ramlösa, Pålsjö (Helsingborg), Stenshufvud (å var. *lutetiana* LEM.).

6. Rundad eller långsträckt, broskig förtjockning af småbladens medelnerv, förorsakad af *Rhodites spinosissimae* GIRAUD. [HOUARD: 3192]. — Ramlösa, Pålsjö (Helsingborg).

*Rosa dumetorum* THUILL.

1. Tillbakarullning af bladkanten, förorsakad af *Blennocampa pusilla* KLUG. [HOUARD: 3199]. — Grefvie (Nefvitshögs s:n).

2. Runda, glatta, tunnväggiga galläpplen, fästade på bladets undersida: *Rhodites eglanteriae* HARTIG. [HOUARD: 3204]. — Stjärneholm (å var. *decipiens* DU MORT.).

*Rosa coriifolia* FR.

Tillbakarullning af bladkanten, förorsakad af *Blennocampa pusilla* KLUG. [HOUARD: 6830]. — Brodda, Farhult (å var. *vacillans* SCHZ.).

*Rosa mollissima* FR.

1. Tillbakarullning af bladkanten, förorsakad af *Blennocampa pusilla* KLUG. [HOUARD: 3134]. — Näsbyholm, Esphult, Skäralid, Ramlösa.

2. Sammanvikning efter medelnerven och baljlik uppsvällning af småbladen, förorsakade af *Perrisia rosarum* HARDY. [HOUARD: 3135]. — Snogeröd, Ramlösa.

3. Galläpplen på grenar, blad eller frukter, täckta af långa, greniga, röda eller gröna hår; cecidierna förorsakade af *Rhodites rosae* L. [Sömntorn, Bedeguar]. [HOUARD: 3136]. — Fågelsång.

4. Rundade, tunnväggiga, på bladets undersida fästade galläpplen, förorsakade af *Rhodites eglanteriae* HARTIG. [HOUARD: 3138]. — Näsbyholm, Lund, Hällestad, Hörby, Esphult, Ramlösa.

*Rosa tomentosa* Sm.

1. Galläpplen på grenar, blad eller frukter, täckta af långa, greniga, röda eller gröna hår; cecidierna förorsakade af *Rhodites rosae* L. [Sömntorn, Bedeguar]. [HOÜARD: 3142]. — Hallandsås vid Margretetorp (å *var. venusta* SCHZ.).

2. Rundade, tunnväggiga galläpplen, fästade på bladets undersida: *Rhodites eglanteriae* HARTIG. [HOÜARD: 3144]. — Tranekärr (Jonstorps s:n).

*Rosa pimpinellifolia* L.

1. Galläpplen på grenar, blad eller frukter, täckta af långa, greniga, röda eller gröna hår; cecidierna förorsakade af *Rhodites rosae* L. [Sömntorn, Bedeguar]. [HOÜARD: 3234]. — Pålsjö (Helsingborg).

2. Rundad eller långsträckt, broskig förtjockning af småbladens medelnerv, förorsakad af *Rhodites spinosissimae* GIRAUD. [HOÜARD: 3239]. — Pålsjö (Helsingborg).

*Rosa gallica* L.

Tillbakarullning af bladkanten, förorsakad af *Blennocampa pusilla* KLUG. [HOÜARD: 3124]. — Skurup.

*Prunus spinosa* L.

1. Oregelbunden sammanrullning, krusning och veckning af skottspetsens blad, förorsakade af en *Aphis*. Enligt HOÜARD uppträda å *Prunus spinosa* fyra gallbildande aphider, som förorsaka morfologiskt med hvarandra öfverensstämmande deformationer [HOÜARD: 3289—3292]. — Kallsjö, Skurup, Bökeberg, Ringsjötrakten, Hörby, Sjörup (Häglinge s:n), Skäralid, Ramlösa, Kullaberg.

2. Små, klubblika, håriga punggaller på bladöfversidan, merendels inserade utefter nerverna [*Cephaloneon molle* BREMI]; cecidierna förorsakas af *Eriophyes padi* NAL. [HOÜARD: 3293]. — Kallsjö, Brodda, Dalby hage, Reften, Skartofta, Hörby, Ramlösa, Pålsjö (Helsingborg), Kullaberg.

3. Breda, oskaftade cephaloneer i bladskifvans kant med springformig, af en ringformig vall omgifven öppning [*Cephaloneon hypocrateriforme* BREMI et *Cephaloneon confluens* BREMI]; cecidierna förorsakade af *Eriophyes similis* NAL. [HOÜARD: 3294]. — Svaneholm, Brodda, Bökeberg, Dalby hage, Reften, Hörby, Ringsjötrakten, Esphult, Ramlösa, Pålsjö (Helsingborg), Kullaberg.

*Prunus insititia* L.

1. Krusning och veckning af skottspetsens blad, förorsakade af en *Aphis*. [HOÜARD: 3259—3261]. — Skurup, Bökeberg.

2. Breda, oskaftade cephaloneer i bladskifvans kant med springformig, af en ringformig vall omgifven öppning [*Cephaloneon hypocrateriforme* BREMI et *Cephaloneon confluens* BREMI]; cecidierna förorsakade af *Eriophyes similis* NAL. [HOÜARD: 3265]. — Skurup, Bökeberg.

3. Filtartad hårbeklädnad längs nerverna, förorsakad af *Eriophyid*. [HOÜARD: 3267]. — Skäralid.

*Prunus domestica* L.

1. Krusning och veckning af skottspetsens blad, förorsakade af en *Aphis*. [HOÜARD: 3275—3277]. — Esphult, Ramlösa.



2. Breda, oskaftade cephaloneer på bladskifvan med springformig, af en ringformig vall omgifven öppning [*Cephaloneon hypocateriforme* BREMI et *Cephaloneon confluens* BREMI]; cecidierna framkallade af *Eriophyes similis* NAL. [HOUARD: 3279]. — Reften, Esphult.

*Prunus avium* L.

Skrynkling, hoprullning och rödfärgning af bladen, förorsakade af *Myzus cerasi* FABR. [HOUARD: 3305]. — Svaneholm, Skurup, Ringsjötrakten, Esphult, Skärålid, Ramlösa.

*Prunus Padus* L.

1. Skrynkling och hoprullning af skottspetsens blad, förorsakade af *Aphis padi* L. [HOUARD: 3313]. — Näsbyholm, Bökeberg, Lund (botaniska trädgården), Bjerred, Örtofta, Sjörup (Häglinge s:n), Ramlösa.

2. Röda eller gröna, horn- eller säckliknande utväxter på bladöfversidan [*Ceratoneon attenuatum* BREMI], förorsakade af *Eriophyes padi* NAL. [HOUARD: 3314]. — Dybeck, Brodda, Näsbyholm, Bökeberg, Dalby hage, Skartofta, Hörby, Tjörnarp. Sjörup (Häglinge s:n), Ramlösa, St. Olof.

3. Hvitt, senare rostfärgadt erineum på bladundersidan [*Erineum padineum* DUV.], förorsakadt af *Eriophyes paderineus* NAL. [HOUARD: 3315; ROSS: 1341]. — Näsbyholm, Dalby hage, Skartofta, Hörby, Sjörup (Häglinge s:n), Ramlösa, St. Olof.

*Prunus Mahaleb* L.

Skrynkling och inrullning af skottspetsens blad, förorsakade af *Myzus Mahaleb* KOCH. [HOUARD: 3310]. — Skurup.

## Leguminosae.

*Medicago sativa* L.

Blommor uppblåsta, slutna; cecidiet förorsakadt af *Contarinia medicaginis* KIEFF. [HOUARD: 3514]. — Knästorp, Malmö (Ribersborg), Lund (Pålsjö, botaniska trädgården).

*Medicago falcata* L.

Blommor uppblåsta, slutna; cecidiet förorsakadt af *Contarinia medicaginis* KIEFF. [HOUARD: 3523]. — Skanör, Limhamn, Malmö, Lund (botaniska trädgården).

*Medicago falcata* L.  $\times$  *sativa* L.

Blommor uppblåsta, slutna; cecidiet förorsakadt af *Contarinia medicaginis* KIEFF. [HOUARD: 3530]. — Håslöf, Lund (botaniska trädgården), Kristianstad.

*Medicago lupulina* L.

1. Virescens af blommorna, förorsakad af *Eriophyes plicator* NAL. [HOUARD: 3505]. — Dalaled (Skurups s:n).

2. Baljlik sammanvikning af de förtjockade och förstorade småbladen, förorsakad af *Perrisia* sp. [HOUARD: 3509]. — Dalaled (Skurups s:n).

*Trifolium procumbens* L.

Virescens af blommorna, förorsakad af *Eriophyes plicator* NAL. var *trifolii* NAL. [HOUARD: 3553]. — Simrishamn.

*Trifolium filiforme* L.

Virescens af blommorna, förorsakad af *Eriophyes plicator* NAL. var. *trifolii* NAL. [HOARD: 3545]. — Bökeberg.

*Trifolium repens* L.

1. Virescens af blommorna, förorsakad af *Eriophyes plicator* NAL. var. *trifolii* NAL. [HOARD: 3560]. — Hörby.

2. Småbladen sammanvikna längs medelnerven, broskartadt förtjockade och rödfärgade: *Perrisia trifolii* F. Löw. [HOARD: 3564]. — Hassle Bösarps, Skurup, Dalby hage.

*Lotus corniculatus* L.

1. Knutformig ansvällning af baljans spets; cecidiet öfverensstämmer morfologiskt med det, som framkallas af *Asphondylia melanopus* KIEFF. [HOARD: 3613]. — Pålsjö (Helsingborg).

2. Blommor uppblåsta, slutna och rödfärgade; cecidiet förorsakadt af *Contarinia loti* DE GEER. [HOARD: 3614]. — Nybro vid Ystad, Ystads sandskog, Dalaled (Skurups s:n), Näsbyholm, Svaneholm, Malmö (Pildammsmarken), Oxie, Lomma, Lunds botaniska trädgård, Söderhvidinge, Södra Svansjö, Simrishamn (å *f. crassifolia* PERS.).

3. Deformation af toppskotten, som, inneslutna af blad, bilda ett äggformigt, rödaktigt cecidium: *Perrisia loticola* RÜBS. [HOARD: 3616]. — Ramlösa.

*Vicia Cracca* L.

1. Blommor uppblåsta, slutna; cecidiet förorsakadt af *Contarinia cracca* KIEFF. [HOARD: 3721]. — Nybro vid Ystad, Esphult.

2. Spolförmig, tunnväggig ansvällning af bladskäft eller stamled, förorsakad af *Apion Gyllenhalii* KIRBY. [HOARD: 3722]. — Bingsmarken, Malmö (Pildammsmarken), Torekov.

3. Småbladen baljlikt sammanveckade och broskartadt ansvällda, ofta förenade till stora, inflorescenslika grupper: *Perrisia viciae* KIEFF. [HOARD: 3723]. — Bingsmarken, Skurup, Svaneholm, Näsbyholm, Ljunghusen, Malmö (Pildammsmarken), Flyinge, Nefvitshög (å *f. flor. albis*), Dagstorp, Ringsjötrakten, Esphult, Sjörup (Häglings s:n), Hästveda, Ramlösa, Torekov.

4. Inrullning af småbladens kanter, förorsakad af *Phyllocoptes retiolatus* NAL. [HOARD: 3724]. — Bingsmarken, Näsbyholm, Axelvold, Ringsjötrakten, Vålufs skog.

*Vicia tenuifolia* ROTH.

Småbladen baljlikt sammanveckade och broskartadt ansvällda, ofta förenade till stora, inflorescenslika grupper: *Perrisia viciae* KIEFF. [HOARD: 6974]. — Bulltofta, Lillö (norra delen af Ringsjön).

*Vicia sepium* L.

Småbladen baljlikt sammanveckade och broskartadt ansvällda; cecidiet framkalladt af *Perrisia viciae* KIEFF. [HOARD: 3696]. — Dalby hage, Ringsjötrakten.

*Lathyrus pratensis* L.

1. Frukter korta, uppblåsta: *Contarinia silvestris* KIEFF. — Dalby hage.
2. Stamleden i skottspetsen starkt förkortade, bladen samlade i kvast- eller nystliknande gyttringar; deformationen förorsakad af en *Aphis* (blåsvart till färgen). [HOÜARD: 6978]. — Ramlösa.
3. Inrullning af bladkanten, förorsakad af *Eriophyid*. [HOÜARD: 3772]. — Svaneholm.
4. Sammanveckning och förtjockning af de mjuka, hypertrofierade småbladen, förorsakad af *Perrisia*. [HOÜARD: 3775]. — Svaneholm.
5. Baljlik sammanvikning af de starkt förtjockade, rödfärgade småbladen, förorsakad af *Perrisia*. [HOÜARD: 3776]. — Skurup, Svaneholm.

**Geraniaceae.***Geranium sanguineum* L.

Deformation af skottspetsarna, yttrande sig i förkortning af de öfre stamleden samt kantinrullning och rödfärgning af de håriga bladflikarna: *Eriophyes geranii* CAN. [HOÜARD: 3801]. — Kullaberg.

**Buxaceae.***Buxus sempervirens* L.

Bladen i skottspetsen bukettformigt hopade och halfklotformigt krökta; cecidiet framkalladt af *Psylla buxi* L. [HOÜARD: 3908]. — Skurup, Lunds botaniska trädgård.

**Celastraceae.***Evonymus europaea* L.

Krusning, veckning eller inrullning af bladen, förorsakad af *Aphis evonymi* FABR. [HOÜARD: 3959]. — Lund (Lundagård).

**Aceraceae.***Acer platanoides* L.

Hvitt, senare rödt, interkostalt erineum på bladets undersida [*Erineum platanoides* FRIES], förorsakadt af *Eriophyes macrochelus* NAL. [HOÜARD: 3995]. — Brodda, Dalby hage, Kullaberg.

*Acer campestre* L.

Brungula eller karminröda, glatta cephaloneer i nervvinklarna på bladets öfversida, invändigt klädda med långa hår [*Cephaloneon solitarium* BREMI]; cecidierna framkallade af *Eriophyes macrochelus* NAL. subsp. *megalonyx* NAL. [HOÜARD: 4017]. — Lilla Lindholmen (i skogen vid Nafverbacken).

*Acer pseudoplatanus* L.

1. Hvitt, slutligen rödt och brunt, interkostalt erineum på bladets undersida [*Erineum purpurascens* GAERTNER], förorsakadt af *Eriophyes macrochelus* NAL. var. *erinea* TROTTER. [HOUARD: 3794]. — Näsbyholm, Brodda, Lunds botaniska trädgård, Söderhvidinge, Esphult, Ramlösa.

2. Talrika, hornformade gallbildningar på bladets öfversida, förorsakade af *Eriophyes macrorhynchus* NAL. [HOUARD: 3978]. — Näsbyholm, Brodda, Malmö (stads-parken), Lunds botaniska trädgård, Ramlösa.

**Hippocastanaceae.***Aesculus Hippocastanum* L.

Abnorma hårbuskar i nervvinklarna på bladets undersida; ofvantill motsvarande blåsor: *Eriophyes hippocastani* FOCKEÜ. [HOUARD: 4049]. — Lunds botaniska trädgård.

**Rhamnaceae.***Rhamnus cathartica* L.

1. Små pustler på bladöfversidan, framkallade af *Trioza rhamni* SCHRANK. [HOUARD: 4068]. — Lunds botaniska trädgård.

2. Inrullning af bladkanten jämte förtjockning och rödfärgning af det inrullade partiet; cecidiet förorsakadt af *Trichopsylla Walkeri* FÖRSTER. [HOUARD: 4069]. — Lunds botaniska trädgård, Dalby hage, Stenshufvud.

**Tiliaceae.***Tilia cordata* MILL.

1. Ombildning af blomma eller blomställning till ett ärtstort, en- eller flerummigt cecidium: *Contarinia tiliarum* KIEFF. [HOUARD: 4139]. — Ramlösa.

2. Ansvällning af grenspetsarna, förorsakad af *Contarinia tiliarum* KIEFF. [HOUARD: 4141]. — Torup, Lund (östra kyrkogården), Esphult, Ramlösa.

3. Rundad eller spolförmig ansvällning af stamled och blomskäft, förorsakad af *Contarinia tiliarum* KIEFF. [HOUARD: 4142]. — Ramlösa.

4. Hvitt eller rödt erineum längs nerverna å bladöfversidan [*Erineum nervale* KUNZE], förorsakadt af *Eriophyes tiliae* PAGENST. var. *liosoma* NAL. [HOUARD: 4145]. — Torup, Reften, Skartofta, Stehag, Esphult, Skäralid, Ramlösa, Kullaberg.

5. Hvitt, senare brunt erineum, uppträdande såsom rundade filtfäckar på bladskifvans undersida, ofta i närheten af nerverna [*Erineum tiliaceum* PERS.]; cecidiet förorsakadt af *Eriophyes tiliae* PAGENST. var. *liosoma* NAL. [HOUARD: 4146]. — Skurup, Sandåkra, Brodda, Torup, Malmö (Fridhem), Reften, Snogeröd, Skartofta, Linderöd, Esphult, Vanstad, Efveröd, Skäralid, Ramlösa, Kattarp, Kullaberg.

6. Smal inrullning af bladkanten, bildande en förtjockad, blekt färgad, vågig list [*Legnon crispum* BREMI]; cecidiet förorsakadt af *Eriophyes tetratrichus* NAL. [HOUARD: 4147]. — Torup, Malmö (Fridhem), Reften, Snogeröd, Hörby, Esphult, Skärälid, Ramlösa, Kullaberg.

7. Bredare inrullning af bladkanten (örtblad såväl som skärblad) uppåt jämte broskig förtjockning, rödfärgning och hårbildning å ifrågavarande parti: *Perisia tiliamvolvens* RÜBS. [HOUARD: 4148]. — Torup, Lund (östra kyrkogården), Ramlösa.

8. Inrullning och rödfärgning af skärbladens kant, förorsakade af *Eriophyid*. [HOUARD: 4149]. — Ramlösa, Kullaberg.

9. I nervvinklarna rundade utstjälpningar på öfversidan, flitfläckar på undersidan [*Erineum bifrons* LEPEL.]; cecidierna förorsakade af *Eriophyes tiliae* PAGENST. var. *exilis* NAL. [HOUARD: 4150]. — Skurup, Torup, Kattarp, Kullaberg.

10. Hornlika, rödfärgade punggaller på bladöfversidan [*Ceratoneon extensum* BREMI], förorsakade af *Eriophyes tiliae* PAGENST. [HOUARD: 4151]. — Torup, Malmö (Fridhem), Yddingen, Lund, Reften, Söderhvidinge, Esphult, Sjörup (Häglinge s:n), Ramlösa, Kullaberg.

11. Rundad eller spolförmig ansvällning af bladskaft, medelnerv eller sidonerver, förorsakad af *Contarinia tiliarum* KIEFF. [HOUARD: 4136]. — Lund, Esphult, Ramlösa.

12. Breda, kägelformiga gallbildningar på bladöfversidan, öppnande sig vid mognaden genom utstötning af en valsformig innergall; cecidierna förorsakade af *Oligotrophus Reaumurianus* F. LÖW. [HOUARD: 4152]. — Klågerup, Esphult, Kullaberg.

*Tilia platyphylla* SCOP.

1. Ombildning af blomman eller blomställning till ett ärtstort, en- eller flerummigt cecidium: *Contarinia tiliarum* KIEFF. [HOUARD: 4122]. — Lunds botaniska trädgård, Ramlösa.

2. Ansvällning af grenspetsarna, förorsakad af *Contarinia tiliarum* KIEFF. [HOUARD: 4123]. — Brodda, Bökeberg, Lunds botaniska trädgård, Ramlösa.

3. Rundad eller spolförmig ansvällning af stamled och bladskaft, förorsakad af *Contarinia tiliarum* KIEFF. [HOUARD: 4125]. — Lunds botaniska trädgård, Ramlösa.

4. Hvitt eller rött erineum längs nerverna å bladöfversidan [*Erineum nervale* KUNZE], förorsakadt af *Eriophyes tiliae* PAGENST. var. *liosoma* NAL. [HOUARD: 4128]. — Lunds botaniska trädgård, Ramlösa.

5. Hvitt, senare brunt erineum, bildande runda flitfläckar på bladskifvans undersida, ofta i närheten af nerverna [*Erineum tiliaceum* PERS.]; cecidiet förorsakadt af *Eriophyes tiliae* PAGENST. var. *liosoma* NAL. [HOUARD: 4129]. — Skurup, Barsebäck, Ramlösa.

6. Smal inrullning af bladkanten, bildande en förtjockad, blekt färgad, vågig list [*Legnon crispum* BREMI]; cecidiet förorsakadt af *Eriophyes tetratrichus* NAL. [HOUARD: 4130]. — Barsebäck, Ramlösa.

7. Bredare inrullning af bladkanten (örtblad såväl som skärblad) uppåt jämte broskig förtjockning, rödfärgning och hårbildning å ifrågavarande parti:

*Perrisia tiliamvolvans* RÜBS. [HOUARD: 4131]. — Lund (botaniska trädgården, östra kyrkogården, Tunaparken), Ramlösa.

8. I nervvinklarna rundade utstjälpningar på öfversidan, flitfläckar på undersidan [*Erineum bifrons* LEPEL.]; cecidierna framkallade af *Eriophyes tiliae* PAGENST. var. *exilis* NAL. [HOUARD: 4133]. — Skurup, Lund (botaniska trädgården, Lundagård), Ramlösa.

9. Hornlika, rödfärgade punggaller på bladöfversidan [*Ceratoneon extensum* BREMI], förorsakade af *Eriophyes tiliae* PAGENST. [HOUARD: 4135]. — Ystads sandskog, Skurup, Lund (Lundagård), Barsebäck, Eslöf, Ramlösa.

10. Breda, kägelformiga gallbildningar på bladöfversidan, öppnande sig vid mognaden genom utstötning af en valsformig innergall: *Oligotrophus Reaumurianus* F. LÖW. [HOUARD: 4137]. — Klågerup.

### Guttiferae.

*Hypericum maculatum* CRANTZ.

De öfversta bladen uppåtriktade, sammanlagda och omslutande den hypertrofierade skottspetsen: *Perrisia serotina* WINN. [HOUARD: 4200]. — Hörby, Ramlösa.

*Hypericum perforatum* L.

De öfversta bladen uppåtriktade, sammanlagda och omslutande den hypertrofierade skottspetsen: *Perrisia serotina* WINN. [HOUARD: 4211]. — Bingsmarken, Skurup, Svanholm, Näsbyholm, Kallsjö, Dalby hage, Silfåkra, Pålsjö (Lund), Lomma, Ringsjötrakten, Hörby.

### Violaceae.

*Viola tricolor* L.

Skottspetsen ombildad till en hårbeklädd bladkvast: *Perrisia violae* F. LÖW. [HOUARD: 4293]. — Falsterbo (LAGERHEIM, V, 27), Lunds botaniska trädgård (här äfven träffad å odlade pensé-former samt å *V. Munbyana* BOISS. och *V. splendida*).

*Viola arvensis* MURR.

Skottspetsen ombildad till en hårbeklädd bladkvast: *Perrisia violae* F. LÖW. [HOUARD: 4297]. — Skurup, Lunds botaniska trädgård, Södra Sandby (å *γ patens* f. *scanica* WITTR.), Dalby, Reften, Söderhvidinge, Ramlösa, Kullaberg, Ripa.

### Umbelliferae.

*Anthriscus silvestris* (L.) HOFFM.

Virescens af blommorna och förkortning af inflorescensaxlarna, förorsakade af *Aphis Anthrisci* KALT. [HOUARD: 3489]. — Skurup.

*Pimpinella major* (L.) HUDS.

Bladtänderna trådlikt flikade, bladkanten inrullad, förtjockad och omböjd: *Eriophyid*. [HOUARD: 4443]. — Bingsmarken.

*Pimpinella Saxifraga* L.

Delfrukter klotformigt ansvälda, tunnväggiga: *Schizomyia pimpinellae* F. Löw. [HOÜARD: 4445]. — Silfåkra (Torna härad).

**Primulaceae.***Lysimachia vulgaris* L.

Skottspetsens stamled förkortade, bladen inrullade, rödhåriga och krusiga; blommorna deformerade och virescenta: *Eriophyes laticinctus* NAL. [HOÜARD: 4617]. — Svaneholm, Ramlösa.

*Naumburgia thyrsiflora* (L.) RCHB.

Bladen inrullade och jämte de öfre internodierna vit- och brunulliga; cecidiet förorsakadt af *Eriophyes laticinctus* NAL. var. *thyrsiflorina* Nal. [HOÜARD: 4619]. — Svaneholm.

**Oleaceae.***Fraxinus excelsior* L.

1. Skottspetsen missbildad till följd af förkortning af axeln samt krusning, veckning och hoprullning af bladen: *Prociphilus bumeliae* SCHRANK. [HOÜARD: 7207]. — Färlöf (TULLGREN, II, 23; III, 81), Ramlösa.

2. Inrullning och förtjockning af den blekta, med röda ådror tecknade bladkanten: *Psyllopsis fraxini* L. [HOÜARD: 4641]. — Skurup, Svaneholm, Näsbyholm, Södra Vallösa (Sjörups s:n), Dybeck, Alnarp, Lunds botaniska trädgård, Dalby hage, Veberöd, Torup, Bjerred, Virkie, Esphult, Skäralid, Ramlösa. — Allmän.

3. Medelnerven lokalt förtjockad och ficklikt fördjupad; cecidiet, som på ofvansidan har en af en hårbeklädd svulst omgifven längdfåra, förorsakas af *Perrisia fraxini* KIEFF. [HOÜARD: 4644]. — Dybeck, Näsbyholm, Ringsjötrakten, Ramlösa.

4. Gröna eller gula, senare bruna, rundade parenkymgaller, förorsakade af *Dasyneura fraxinea* KIEFF. [HOÜARD: 4647]. — Dybeck, Näsbyholm, Dalby hage, Esphult.

*Ligustrum vulgare* L.

Inrullning af den blekt gulfärgade bladkanten, förorsakad af *Rhopalosiphum ligustri* KALT. [HOÜARD: 4682]. — Malmö (stadsparken).

**Boraginaceae.***Myosotis scorpioides* (L.) HILL.

1. Blommor slutna, foder rödfärgadt och uppblåst: *Perrisia myosotidis* KIEFF. [HOÜARD: 4736]. — Bingsmarken, Kallsjö.

2. Inrullning, krusning och veckning af bladen: obekant *cecidozoon*. [HOÜARD: 4737]. — Hassle Bösarp.

*Lithospermum arvense* L.

Bladen med skedformig, förtjockad och abnormt hårig bas, bildande en rosett

i den deformerade skottspetsen: *Perrisia lithospermi* H. Löw. [HOUARD: 4740]. — Dalaled (Skurups s:n).

### Labiatae.

*Scutellaria galericulata* L.

Filtartad, hvit eller röd hårbeklädnad å skottspetsens blad och stamled, förorsakad af *Phyllocoptes scutellariae* CAN. et MASS. [HOUARD: 4791]. — Kallsjö, Kullaberg (å *f. nana*).

*Glechoma hederacea* L.

1. Säck- eller hornlika, starkt håriga punggaller på bladets öfversida; cecidierna, som vid mognaden affalla och därvid lämna runda hål efter sig i bladskifvan, förorsakas af *Oligotrophus bursarius* BREMI. [HOUARD: 4809]. — Dybeck, Skurup, Kullaberg.

2. Stora, klotrunda, svampiga galläpplen på blad eller stammar, förorsakade af *Aulax glechomae* L. [HOUARD: 4811]. — Skurup, Svaneholm, Hohög, Lomma, Alnarp, Torup, Toppeladugård, Dagstorp, Sjöholmen vid Ringsjön, Ramlösa.

*Prunella vulgaris* L.

Knoppliknande samling af blad i skottspetsarna, förorsakad af *Perrisia*. [HOUARD: 4819]. — Skurup, Svaneholm.

*Lamium Galeobdolon* (L.) CR.

Skottspetsen å utlöparna ombildad till ett ärtstort, hvitulligt cecidium: *Perrisia galeobdolonitis* WINN. [HOUARD: 4846]. — Bökeberg, Fågelsång, Torup, Skäralid, Pål-sjö (Helsingborg). Har anträffats vid Näsbyholm af prof. R. SERNANDER.

*Thymus Serpyllum* L.

1. Rundad, glatt, gul- eller rödfärgad ansvällning af skottspetsen, blommorna slutna och klotlikt ansvälda; morfologiskt öfverensstämmer ifrågavarande cecidium till alla delar med det, som förorsakas af *Janetiella thymi* KIEFF. [HOUARD: 4917]. — Bjerred.

2. Hvitulliga, rundade bladrosetter i skottspetsarna, förorsakade af *Eriophyes Thomasi* NAL. [HOUARD: 4920]. — Lilla Beddinge, Hällestad, Ljungbyhed, Pål-sjö (Helsingborg), Sofiero, Kullaberg, Simrishamn. Cecidiet omnämnes redan af LINNÉ (VI, 109), som fann det 1749 vid Vidtsköfle, och af TIDSTRÖM (I, 64), som 1756 iakttog detsamma vid Forsakar.

*Mentha aquatica* L.

Virescens, förbunden med fyllomani, kladomani och abnorm hårbildning [*Eri-neum menthae* DC.]; cecidiet förorsakadt af *Eriophyes megacerus* CAN. et MASS. [HOUARD: 4954]. — Skurup.

### Scrophulariaceae.

*Linaria vulgaris* MILL.

1. Ansvällning af frukterna, förorsakad af *Mecinus noctis* HERBST. [HOUARD: 5025]. — Bingsmarken, Skurup.



2. Förkortning af de terminala internodierna och ombildning af skottspetsen till en äggformig knopp: *Contarinia linariae* WINN. [HOUARD: 5028]. — Ystad, Fotevik, Malmö, Ramlösa.

3. Ärtstora, köttiga, guldfärgade ansvällningar å rötter och rothals, förorsakade af *Mecinus linariae* PANZER. [HOUARD: 5030]. — Bingsmarken, Sjöbo, Malmö (Kung Karls backe), Ramlösa.

*Linaria genistifolia* MILL.

Ansvällning af frukterna, förorsakad af *Mecinus noctis* HERBST. [HOUARD: 5038]. — Lunds botaniska trädgård.

*Scrophularia nodosa* L.

Blommor klotformigt ansvällda, slutna; ståndare och pistiller hypertrofierade: *Stictodiplosis scrophulariae* KIEFF. [HOUARD: 5063]. — Näsbyholm.

*Veronica Chamaedrys* L.

Förtjockning och sammanslutning af de båda öfversta, hvitfildade bladen, förorsakade af *Perrisia veronicae* VALLOT. [HOUARD: 5080]. — Skurup, Svaneholm, Sjörup (Sjörups s:n), Malmö (Pildammsmarken), Lunds botaniska trädgård, Dalby hage, Silfåkra, Ringsjötrakten, Hörby, Esphult, Sjörup (Häglinge s:n), Skäralid, Ljungbyhed, Ramlösa. — Förekommer allmänt.

*Veronica officinalis* L.

Äggformigt cecidium i skottspetsen, bildadt genom sammanläggning och hopvikning af de öfversta, icke håriga bladen: *Perrisia veronicae* VALLOT. [HOUARD: 5088]. — Ramlösa.

## Plantaginaceae.

*Plantago lanceolata* L.

Spolförmig eller päronlik ansvällning af inflorescensaxeln, förorsakad af *Mecinus piraster* HERBST. [HOUARD: 5151]. — Ljungbyhed.

*Plantago maritima* L.

Spolförmig ansvällning af inflorescensskäftet, förorsakad af *Mecinus collaris* GERMAR. [HOUARD: 5148]. — Hvellinge strandängar.

## Rubiaceae.

*Galium Aparine* L.

Förkortning af de terminala stamleden och ombildning af spetsskottet till ett ananaslikt, abnormt hårigt och vid basen brosklikt förtjockadt cecidium: *Perrisia aparines* KIEFF. [HOUARD: 5303]. — Dybeck, Näsbyholm, Ramlösa.

*Galium uliginosum* L.

Ärtstora, rundade, svampiga cecidier å stammens internodier; cecidierna, hvilka öppna sig stjärnformigt och äro insererade vid bladens fästpunkter, förorsakas af *Perrisia galii* H. Löw. [HOUARD: 5268]. — Bingsmarken, Dagstorp.

*Galium palustre* L.

Rundad, på solsidan rödfärgad gallbildning i stamspetsen, bildad af en krans korta, hypertrofierade blad, som omsluta den hämmade spetsknoppen: *Perrisia hygrophila* MIK. [HOUARD: 5278]. — Hassle Bösarps, Dagstorp, Ramlösa.

*Galium boreale* L.

1. Virescens och sammandragning af inflorescensen till en kompakt, hufvudliknande gyttring, förorsakad af *Phyllocoptes anthobius* NAL. [HOUARD: 5191]. — Bingsmarken.

2. Den sista bladkransens blad förstörade, böjda och täckande hvarandra, så att ett rundadt cecidium bildas: *Perrisia*. [HOUARD: 5194]. — Näsbyholm.

*Galium saxatile* L.

Ombildning af blommor till ett äggformigt, hårigt cecidium, förorsakad af *Eriophyes galiobius* CAN. [HOUARD: 5250]. — Esphult.

*Galium verum* L.

1. Blommor slutna, förtjockade och äggformiga; cecidiet förorsakadt af *Schizomyia galiorum* KIEFF. [HOUARD: 5281]. — Bingsmarken, Skurup.

2. Virescens af blommorna och sammandragning af inflorescensen till en kompakt, hufvudlik gyttring: *Phyllocoptes anthobius* NAL. [HOUARD: 5282]. — Bingsmarken, Perse (Svenstorps s:n), Näsbyholm, Borrby, Eslöf, Kullaberg.

3. Ombildning af blommor till ett ärtstort, äggformigt, hårigt cecidium, förorsakad af *Eriophyes galiobius* CAN. [HOUARD: 5283]. — Bingsmarken, Näsbyholm, Svaneholm, Perse (Svenstorps s:n), Lomma, Hardeberga, Lockarp, Hörby, Ramlösa, Pålsjö (Helsingb.).

4. Hypertrofiering af blomskaften till ett rundadt, svampigt cecidium, framkallad af *Perrisia galii* H. Löw. [HOUARD: 5284]. — Bingsmarken, Skurup, Svaneholm, Näsbyholm, Kallsjö, Söderhvidinge, Esphult.

5. Förkortning af blomskaft och virescens af blommor, förorsakade af *Aphis bicolor* KOCH. [HOUARD: 5285]. — Bingsmarken.

6. Terminalt, ärtkockliknande cecidium, bildadt af talrika, förkortade och bredare blad: *Perrisia galiicola* F. Löw. [HOUARD: 5286]. — Bingsmarken, Skurup, Näsbyholm, Alnarp, Ramlösa, Pålsjö (Helsingborg).

7. Terminalt, bukettformigt cecidium, bildadt af mycket korta blad och atrofierade knoppar: *Contarinia*. [HOUARD: 5288]. — Ystads sandskog, Hvellinge, Tygelsjö.

8. Ärtstora, rundade, svampiga cecidier å stammens internodier; cecidierna, som äro insererade vid bladens fästpunkter och öppna sig stjärnformigt, förorsakas af *Perrisia galii* H. Löw. [HOUARD: 5292]. — Ystads sandskog, Bingsmarken, Skurup, Svaneholm, Näsbyholm, Bjerred, Söderhvidinge, Hörby, Esphult, Ramlösa.

9. Kantinrullning och veckning af bladen, förorsakade af *Eriophyes galii* KARP. [HOUARD: 5293]. — Falsterbo (LAGERHEIM, V, 9), Bingsmarken, Skurup, Näsbyholm, Lomma.

*Galium Mollugo* L.

Förkortning af inflorescensen och virescens af blommorna, förorsakade af en *Aphis*. [HOUARD: 5206]. — Dalaled (Skurups s:n).

*Galium Mollugo* L.  $\times$  *verum* L.

Ombildning af blommor till ett ärtstort, äggformigt, hårigt cecidium, framkallad af *Eriophyes galiobius* CAN. — Söfdeborg, Tranås.

### Caprifoliaceae.

*Viburnum Opulus* L.

Terminala gyttningar af krusiga, hoprullade blad; cecidiet förorsakadt af *Aphis viburni* SCOP. [HOUARD: 5340]. — Skurup, Sandåkra, Sjörup (Sjörups s:n), Malmö (stadsparken, Pildammsmarken), Lunds botaniska trädgård, Esphult.

*Lonicera Caprifolium* L.

Hämning och virescens af blommorna, gulfärgning och hoprullning af bladen, omböjning af stamleden; deformationerna förorsakade af *Siphocoryne xylostei* SCHRANK. [HOUARD: 5355]. — Skurup.

*Lonicera Periclymenum* L.

1. Inrullning af bladkanten, förorsakad af *Siphocoryne xylostei* SCHRANK. [HOUARD: 5362]. — Svaneholm.

2. Bildning af en valk innanför bladkanten och parallell med denna [*Legnon laxum* BREMI], förorsakad af *Eriophyes xylostei* CAN. [HOUARD: 5364]. — Kullaberg, Kivik, Stränte.

*Lonicera Xylosteum* L.

1. Bladkanten inrullad mot undersidan, bladen skrynklade och blekta: *Pemphigus xylostei* DE GEER. [HOUARD: 5372]. — Näsbyholm, Lunds botaniska trädgård, Fågelsång, Röstånga, Ramlösa.

2. Omvikning af bladkanten uppåt och affärgning af det hoprullade partiet, förorsakade af *Aphid.* [HOUARD: 5373]. — Malmö (stadsparken, Lundavägen), Esphult.

3. Bladkanten omböjd mot undersidan, bladskifvan affärgad, krökt och mer eller mindre missbildad: *Siphocoryne xylostei* SCHRANK. [HOUARD: 5377]. — Esphult.

*Lonicera tatarica* L.

Bladkanten inrullad mot undersidan, bladen skrånklade och blekta: *Pemphigus xylostei* DE GEER. [HOUARD: 5382]. — Skurup, Lunds botaniska trädgård.

Ifrågavarande cecidium, hvilket som nämnt utmärker sig genom omvikning af bladkanten och omfärgning — i gult, hvitt eller rött, ofta lokalt i form af fläckar eller prickar —, har anträffats i Lunds botaniska trädgård, förutom å de redan anförda *Lonicera tatarica* och *L. Xylosteum*, å arterna *Lonicera coerulea* L., *L. flava* SIMS. och en *Lonicera* sp.

### Valerianaceae.

*Valerianella olitoria* (L.) POLL.

Ansvällning och deformation af frukterna, förorsakade af *Cecconia valerianellae* THOMSON. [HOUARD: 5401]. — Esperöd (THOMSON, III, 810).

### Dipsacaceae.

*Knautia arvensis* (L.) COULT.

Blommor affärgade, blekt gulgröna, tidigare utvecklade än de normala; cecidiet förorsakadt af en liten orangefärgad larv, sannolikt tillhörande släktet *Perrisia*. — Skurup.

### Campanulaceae.

*Campanula rotundifolia* L.

1. Köttig ansvällning af fruktämnena och kapslar, förorsakad af *Miarus campanulae* L. [HOUARD: 5510]. — Ystads sandskog, Svaneholm, Esphult, Sjörup (Häglings s:n), Ljungbyhed, Ramlösa, Pålsjö (Helsingborg), Kullaberg.

2. Blommor uppblåsta, slutna; cecidiet framkalladt af *Contarinia campanulae* KIEFF. [HOUARD: 5511]. — Lund (Kungsmärken).

3. Lökformig ombildning af axillarknopparna i skottspetsen; cecidiet förorsakadt af *Perrisia trachelii* WACHTL. [HOUARD: 5513]. — Svaneholm.

4. Stamleden förkortade och vridna, bladen hoprullade och deformerade: *Aphis*. — Esphult.

### Compositae.

*Achillea Ptarmica* L.

1. Hämning och förtjockning af skottspetsen; bladen rosettlikt gyttrade, inrullade och hvithåriga: *Eriophyid*. [HOUARD: 5705]. — Hörby, Sjörup (Häglings s:n).

2. Omvandling af korgställningen till ett hårigt, rundadt cecidium, förorsakad af *Rhopalomyia ptarmicae* VALLOT. [HOUARD: 5706]. — Svaneholm, Dagstorp, Esphult, Sjörup (Häglings s:n), Ramlösa.

3. Omvandling af skottspetsen till ett grönt, senare brunt eller svart, äggformigt cecidium: *Rhopalomyia millefolii* H. Löw. [HOUARD: 5707]. — Dagstorp, Ringsjötrakten, Esphult, Sjörup (Häglings s:n), Ljungbyhed.

4. Äggformigt eller cylindriskt cecidium å bladen, förorsakadt af *Rhopalomyia millefolii* H. Löw. [HOUARD: 5712]. — Dagstorp, Sjörup (Häglings s:n).

*Achillea Millefolium* L.

1. Virescens af blomkorgarna och ombildning af hela korgställningen till en tät, hvitullig massa, förorsakadt af *Eriophyid*. [HOUARD: 5675]. — Skurup, Hardeberga, Ramlösa.

2. Omvandling af skottspetsen eller bladvecksknopparna till ett grönt, senare brunt eller svart, äggformigt cecidium: *Rhopalomyia millefolii* H. Löw. [HOUARD: 5680]. — Malmö, Kullaberg.

3. Knutformiga ansvällningar å bladskifvan, framkallade af *Tylenchus millefolii* F. Löw. [HOUARD: 5688]. — Skurup, Svaneholm, Malmö (Limhamnsfältet), Dalby hage.

4. Äggformigt eller cylindriskt cecidium å bladen, förorsakadt af *Rhopalomyia millefolii* H. Löw. [HOUARD: 5691]. — Esphult.

*Chrysanthemum Leucanthemum* L.

Deformering af korgarna och atrofiering af blommorna, förorsakade af *Eriophyid*. [HOUARD: 5731]. — Svaneholm.

*Chrysanthemum vulgare* (L.) BERNH.

Krusning och inrullning af bladen, förkortning af stammens öfre internodier: *Aphid*. [HOUARD: 5757]. — Pålshö (Helsingborg).

*Artemisia campestris* L.

Spolförmig ansvällning af skottaxeln, förorsakad af *Apion sulcifrons* GERMAR. [HOUARD: 5793]. — Sandhammaren (THOMSONS samling), Beddinge.

*Artemisia vulgaris* L.

1. Abnorm förlängning af skottaxlarna och kladomani; bladflikarna å de nybildade skotten nästan lineära och i kanterna inböjda: *Eriophyes artemisiae* CAN. var. *subtilis* NAL. [HOUARD: 5820]. — Bingsmarken, Malmö (stadsparken), Ramlösa.

2. Lokal skrynkling, förtjockning och rödfärgning af bladen, framkallade af *Cryptosiphon artemisiae* PASS. [HOUARD: 5825]. — Bingsmarken, Perse (Svenstorps s:n), Hassle Bösarps, Dalaled (Skurups s:n), Sandåkra, Svaneholm, Annetorp (Limhamn), Malmö (stadsparken, Limhamnsfältet), Bjerred, Söderhvidinge, Ringsjötrakten Skäralid, Kivik.

*Senecio vulgaris* L.

Svag ansvällning af blomkorgarna och felslagning af blommorna, förorsakade af *Tephritis marginata* FALLÉN. [HOUARD: 5877]. — Dalaled (Skurups s:n), Malmö (Limhamnsfältet).

*Cirsium arvense* (L.) SCOP.

Förstoring och proliferation af blomkorgarna jämte kladomani, förorsakade af *Eriophyes anthocoptes* NAL. [HOUARD: 5926]. — Skurup.

*Centaurea Scabiosa* L.

Gula eller röda blåsor på midt- eller sidonerverna, omgifna af en klart gul, cirkulär zon: *Loewiola centaureae* F. Löw. [HOUARD: 5990]. — Sjörup (Sjörups s:n), Dalaled (Skurups s:n).

*Centaurea Jacea* L.

Rosettbladen tätt besatta med mörkt violetta eller svarta pustler: *Eriophyes centaureae* NAL. [HOUARD: 5958]. — Pålshö (Helsingborg).

*Leontodon autumnalis* L.

Inrullning af bladkanten, abnorm behåring och rödfärgning, förorsakade af *Eriophyes leontodontis* LINDROTH. [HOUARD: 6059]. — Svaneholm, Esphult.

*Tragopogon [pratensis]* L.

Långsträckt, ensidig, flerrummig ansvällning vid skottaxelns bas: *Aulacidea tragopoginis* THOMS. [HOUARD: 6078]. — Lund (THOMSON, III, 803).

*Taraxacum officinale* WEB.

1. Gul, svampig ansvällning af medelnerven, förbunden med krusning af

omgifvande delar af bladskifvan: *Tylenchus*. [HOUARD: 6087]. — Skurup, Dalby, Reften.

2. Knutlika eller valsformiga, glänsande röda ansvällningar vid medelnervens bas, förorsakade af *Cynipid*. [HOUARD: 6089]. — Svaneholm.

3. Rundade, af bred, purpurrod zon omgifna pustler å bladskifvan, förorsakade af *Cystiphora taraxaci* KIEFF. [HOUARD: 6090]. — Skurup.

4. Deformation af bladen och abnorm hårbeklädnad, förorsakade af *Phyllocoptes rigidus* NAL. [HOUARD: 6091]. — Skurup, Svaneholm.

5. Små fördjupningar på bladens undersida, förorsakade af *Trioza dispar* F. Löw. [HOUARD: 6092]. — Skurup, Alnarp, Söderhvidinge.

*Sonchus arvensis* L.

1. Uppsvällning af blomkorgarna, förorsakad af *Trypeta*. [HOUARD: 6098]. — Skurup, Malmö (Pildammsmarken).

2. Cirkelrunda, purpurroda blåsgaller å jordbladen, förorsakade af *Cystiphora sonchi* F. Löw. [HOUARD: 6100]. — Skurup, Tygelsjö, Sjörup (Häglings s:n).

*Sonchus oleraceus* L.

Cirkelrunda, purpurroda blåsgaller å jordbladen, förorsakade af *Cystiphora sonchi* F. Löw. [HOUARD: 6112]. — Malmö, Söderhvidinge.

*Crepis biennis* L.

Virescens och prolifikation af blomkorgarna, förorsakade af *Eriophyes Rechin-geri* NAL. [HOUARD: 6127]. — Söderhvidinge.

*Hieracium Pilosella* L.

1. Rundad eller aflång, mångrummig ansvällning å stammen, förorsakad af *Aulacidea hieracii* BOUCHÉ. [HOUARD: 6200]. — Esphult.

2. Fast inrullning af bladkanten, förorsakad af *Eriophyes pilosellae* NAL. [HOUARD: 6202]. — Sjörup (Häglings s:n).

3. Lös inrullning af bladkanten, förorsakad af *Macrosiphum hieracii* KALT. [HOUARD: 6203]. — Sjörup (Häglings s:n).

4. Oregelbundna, rödfärgade ansvällningar å bladets medelnerv, framkallade af *Tylenchus*. [HOUARD: 6206]. — Svaneholm, Esphult.

5. Rundade, af rödfärgad zon omgifna pustler på bladskifvan, förorsakade af *Cystiphora pilosellae* KIEFF. [HOUARD: 6207]. — Sjörup (Häglings s:n).

*Hieracium murorum* L.

1. Stor, rundad och med talrika larvkamrar försedd ansvällning af stammen [*Hieracium myophorum* RUPP.; se LINNÉ'S Flora suecica, 273], förorsakad af *Aulacidea hieracii* BOUCHÉ. [HOUARD: 6169]. Svaneholm, Lindholmen, Silfåkra, Ringsjö-trakten, Pålsjö (Helsingborg), Hanaskog. Cecidiet redan 1723 iakttaget af STOBÆUS (I, 415) vid Östra Sallerup och sedan år 1749 omnämndt af LINNÉ (VI, 280), som fann detsamma vid Härkeberga.

2. Rundade, af rödfärgad zon omgifna pustler på bladskifvan, förorsakade af *Cystiphora hieracii* F. Löw. [HOUARD: 6170]. — Esphult.

*Hieracium umbellatum* L.

1. Ansvällning af blomkorgar, förorsakad af *Carphotricha pupillata* FALLÉN. [HOUARD: 6151]. — Bingsmarken.

2. Rundad eller aflång månggrummig förtjockning af stjälken, förorsakad af *Aulacidea hieracii* BOUCHÉ. [HOUARD: 6155]. — Simrishamn, Ystads sandskog, Bingsmarken, Ramlösa, Kullaberg vid Mölle.

3. Rundade, af rödfärgad zon omgifna pustler på bladskefvan, förorsakade af *Cystiphora hieracii* F. Löw. [HOUARD: 6156]. — Bingsmarken, Esphult. Cecidiet är enligt LAGERHEIM (IV, 345; V, 19) äfven anträffadt vid Falsterbo.

I arbeten af CONNOLD (II, 22) och KÜSTER (I, 82) meddelas ett antal uppgifter angående den frekvens, hvarmed vissa mera bekanta slag af gallbildningar kunna uppträda på ett och samma blad. Liknande bestämningar, som jag utfört å några i Skåne anträffade, särdeles gallrika blad, gäfvö följande resultat.

Blad af	Fyndort	Bladytans storlek i mm <sup>2</sup> .	Cecidierna framkallade af	Antalet cecidier
<i>Salix fragilis</i> .....	Malmö	612	<i>Pontania proxima</i> .....	17
<i>Salix fragilis</i> .....	Malmö	930	<i>Pontania proxima</i> .....	18
<i>Fagus silvatica</i> .....	Snogeröd		<i>Mikiola fagi</i> .....	19
<i>Quercus robur</i> .....	Esphult		<i>Dryophanta folii</i> .....	8
<i>Quercus robur</i> .....	Ramlösa		<i>Dryophanta longiventris</i>	7
<i>Quercus robur</i> .....	Ramlösa		<i>Dryophanta divisa</i> .....	57
<i>Quercus robur</i> .....	Dalby hage	4937	<i>Neuroterus numismatis</i>	153
<i>Tilia cordata</i> .....	Esphult		<i>Eriophyes tiliae</i> .....	159
<i>Rosa canina</i> (uddblad)	Ramlösa		<i>Rhodites eglanteriae</i> ...	5
<i>Filipendula Ulmaria</i> ..	Dagstorp	192	<i>Perrisia ulmariae</i> .....	46
<i>Filipendula Ulmaria</i> ..	Dagstorp	373	<i>Perrisia ulmariae</i> .....	52
<i>Sonchus oleraceus</i> ... ..	Malmö	1017	<i>Cystiphora sonchi</i> .....	12

Tvenne grenar af *Quercus robur* (Ramlösa), hvilka båda hade en tjocklek af 1½ centimeter, visade den ena 42, den andra 53 galler af *Andricus Sieboldi* å en zon af 5 centimeters längd.

## Index cecidozoorum

omfattande de i det föregående nämnda gallbildande djurorganismerna och de värdväxter, vid hvilka deras cecidier befunnits bundna.

Vid uppställningen af cecidozoernas system har jag i allmänhet följt HOUARDS Table zoologique (II, 1192 ff.). Arterna inom resp. släkten anföras i alfabetisk följd.

Cecidozoa.

Motsvarande zooecidium å:

### Insecta.

#### Coleoptera.

*Saperda populnea* L.  
*Anthonomus pomorum* L.  
*Apion Gyllenhali* KIRBY.  
*Apion sulcifrons* GERMAR.  
*Apion violaceum* KIRBY.  
*Ceuthorrhynchus atomus* BOHEM.  
*Ceuthorrhynchus hirtulus* GERMAR.  
*Ceuthorrhynchus pleurostigma* MARSH.  
  
*Ceuthorrhynchus* sp.  
*Mecinus collaris* GERMAR.  
*Mecinus linariae* PANZER.  
*Mecinus noctis* HERBST.  
*Mecinus piraster* HERBST.  
*Miarus campanulae* L.  
*Coleopter.*

*Populus tremula*, *P. balsamifera*.  
*Crataegus oxyacantha*.  
*Vicia Cracca*.  
*Artemisia campestris*.  
*Rumex conglomeratus*, *R. Acetosa*.  
*Arabidopsis thaliana*.  
*Draba verna*.  
*Brassica Napus*, *Raphanus Raphanistrum*,  
*R. sativus*.  
*Alliaria officinalis*, *Diplotaxis muralis*.  
*Plantago maritima*.  
*Linaria vulgaris*.  
*Linaria vulgaris*, *L. genistifolia*.  
*Plantago lanceolata*.  
*Campanula rotundifolia*.  
*Sinapis arvensis*.

#### Hymenoptera.

*Andricus callidoma* HARTIG.  
*Andricus corticis* HARTIG.  
*Andricus curvator* HARTIG.  
*Andricus fecundator* HARTIG.

*Quercus robur*.  
*Quercus robur*.  
*Quercus robur*.  
*Quercus robur*.



<i>Andricus globuli</i> HARTIG.	<i>Quercus robur.</i>
<i>Andricus inflator</i> HARTIG.	<i>Quercus robur, Qu. discolor.</i>
<i>Andricus marginalis</i> ADLER.	<i>Quercus robur.</i>
<i>Andricus ostreus</i> GIRAUD.	<i>Quercus robur, Qu. sessiliflora, Qu. conferta,</i> <i>Qu. discolor.</i>
<i>Andricus radialis</i> FABR.	<i>Quercus robur.</i>
<i>Andricus ramuli</i> L.	<i>Quercus robur.</i>
<i>Andricus Sieboldi</i> HARTIG.	<i>Quercus robur.</i>
<i>Andricus solitarius</i> FONSÉ.	<i>Quercus robur.</i>
<i>Andricus testaceipes</i> HARTIG.	<i>Quercus robur.</i>
<i>Andricus trilineatus</i> HARTIG.	<i>Quercus robur.</i>
<i>Aulacidea hieracii</i> BOUCHÉ.	<i>Hieracium Pilosella, H. murorum, H. um-</i> <i>bellatum.</i>
<i>Aulacidea tragopoginis</i> THOMSON.	<i>Tragopogon [pratensis].</i>
<i>Aulax glechomae</i> L.	<i>Glechoma hederacea.</i>
<i>Aulax papaveris</i> PERRIS.	<i>Papaver dubium, P. Rhoeas.</i>
<i>Biorrhiza aptera</i> BOSCH.	<i>Quercus robur.</i>
<i>Biorrhiza pallida</i> OLIV.	<i>Quercus robur.</i>
<i>Cecconia valerianellae</i> THOMSON.	<i>Valerianella olitoria.</i>
<i>Diastrophus Mayri</i> REINHARD.	<i>Potentilla argentea.</i>
<i>Diastrophus rubi</i> HARTIG.	<i>Rubus idaeus, R. fruticosus, R. Lindebergii,</i> <i>R. caesius.</i>
<i>Dryophanta divisa</i> HARTIG.	<i>Quercus robur.</i>
<i>Dryophanta folii</i> L.	<i>Quercus robur, Qu. sessiliflora, Qu. discolor.</i>
<i>Dryophanta longiventris</i> HARTIG.	<i>Quercus robur.</i>
<i>Neuroterus baccarum</i> L.	<i>Quercus robur, Qu. sessiliflora.</i>
<i>Neuroterus fumipennis</i> HARTIG.	<i>Quercus robur.</i>
<i>Neuroterus laeviusculus</i> SCHENCK.	<i>Quercus robur.</i>
<i>Neuroterus lenticularis</i> OLIV.	<i>Quercus robur, Qu. sessiliflora, Qu. conferta,</i> <i>Qu. Cerris.</i>
<i>Neuroterus numismatis</i> OLIV.	<i>Quercus robur.</i>
<i>Rhodites eglanteriae</i> HARTIG.	<i>Rosa canina, R. dumetorum, R. mollissima,</i> <i>R. tomentosa.</i>
<i>Rhodites rosae</i> L.	<i>Rosa canina, R. mollissima, R. tomentosa,</i> <i>R. pimpinellifolia.</i>
<i>Rhodites rosarum</i> GIRAUD.	<i>Rosa canina.</i>
<i>Rhodites spinosissimae</i> GIRAUD.	<i>Rosa canina, R. pimpinellifolia.</i>
<i>Trigonaspis megaloptera</i> PANZER.	<i>Quercus robur.</i>
<i>Xestophanes brevitarsis</i> THOMSON.	<i>Potentilla erecta.</i>
<i>Xestophanes foveicollis</i> THOMSON.	<i>Potentilla reptans.</i>
<i>Xestophanes potentillae</i> RETZ.	<i>Potentilla procumbens, P. reptans.</i>
<i>Cynipid</i> [HOÜARD: 6089].	<i>Taraxacum officinale.</i>

*Isosoma graminicola* GIRAUD.

*Blennocampa pusilla* KLUG.

*Cryptocampus ater* JURINE.

*Cryptocampus laetus* ZADD.

*Cryptocampus medullarius* HARTIG.

*Cryptocampus testaceipes* ZADD.

*Cryptocampus venustus* ZADD.

*Pontania leucosticta* HARTIG.

*Pontania pedunculi* HARTIG.

*Pontania proxima* LEPEL.

*Pontania salicis* CHRIST.

*Pontania vesicator* BREML.

*Pontania viminalis* HARTIG.

*Pontania* sp. [HOUEARD: 808].

*Trichiocampus viminalis* FALLÉN.

### Diptera.

*Asphondylia melanopus* KIEFF.?

*Clinodiplosis thalictetricola* RÜBS.

*Contarinia betulina* KIEFF.

*Contarinia campanulae* KIEFF.

*Contarinia carpinii* KIEFF.

*Contarinia cracca* KIEFF.

*Contarinia linariae* WINN.

*Contarinia loti* DE GEER.

*Contarinia medicaginis* KIEFF.

*Contarinia nasturtii* KIEFF.

*Contarinia silvestris* KIEFF.

*Contarinia tiliarum* KIEFF.

*Contarinia* sp. [HOUEARD: 5288].

*Cystiphora hieracii* F. LÖW.

*Cystiphora pilosellae* KIEFF.

*Cystiphora sonchi* F. LÖW.

*Triticum junceum*, *Tr. repens*.

*Rosa canina*, *R. dumetorum*, *R. coriifolia*,

*R. mollissima*, *R. gallica*.

*Salix caprea*.

*Salix fragilis*, *S. viminalis*.

*Salix pentandra*, *S. repens*.

*Salix fragilis*, *S. fragilis* × *triandra*, *S. alba*,

*S. alba* × *fragilis*, *S. triandra*.

*Salix caprea*, *S. aurita*.

*Salix pentandra*, *S. aurita*.

*Salix cinerea*, *S. aurita*, *S. aurita* × *repens*.

*Salix pentandra*, *S. fragilis*, *S. fragilis* × *pent-*

*andra*, *S. alba*, *S. alba* × *fragilis*, *S.*

*alba* × *pentandra*, *S. triandra*, *S. baby-*

*lonica*, *S. caprea*, *S. caprea* × *phylici-*

*folia*, *S. cinerea*, *S. cinerea* × *vimina-*

*lis*, *S. aurita*, *S. aurita* × *viminalis*.

*Salix pentandra*, *S. aurita*, *S. repens*.

*Salix purpurea*.

*Salix purpurea*.

*Salix caprea*, *S. cinerea*, *S. cinerea* × *viminalis*.

*Populus tremula*, *P. canadensis*.

*Lotus corniculatus*.

*Thalictrum simplex*.

*Betula pubescens*.

*Campanula rotundifolia*.

*Carpinus Betulus*.

*Vicia Cracca*.

*Linaria vulgaris*.

*Lotus corniculatus*.

*Medicago sativa*, *M. falcata*, *M. falcata* × *sativa*.

*Roripa amphibia*, *R. amphibia* × *palustris*,

*R. palustris* × *silvestris*.

*Lathyrus pratensis*.

*Tilia cordata*, *T. platyphylla*.

*Galium verum*.

*Hieracium murorum*, *H. umbellatum*.

*Hieracium Pilosella*.

*Sonchus arvensis*, *S. oleraceus*.

- Cystiphora taraxaci* KIEFF.  
*Dasyneura fraxinea* KIEFF.  
*Dasyneura raphanistri* KIEFF.  
*Dasyneura sisymbrii* SCHRANK.  
*Dichrona gallarum* RÜBS.  
*Diplosin* [HOUARD: 3091].  
*Harmandia cavernosa* RÜBS.  
*Harmandia globuli* RÜBS.  
*Harmandia petioli* KIEFF.  
*Harmandia tremulae* WINN.  
*Lasioptera populnea* WACHTL.  
*Janetiella thymi* KIEFF.  
*Loewiola centaureae* F. LÖW.  
*Macrodiplosis dryobia* F. LÖW.  
*Macrodiplosis volvens* KIEFF.  
*Mikiola fagi* HARTIG.  
*Oligotrophus annulipes* HARTIG.  
*Oligotrophus bursarius* BREMI.  
*Oligotrophus capreae* WINN.  
  
*Oligotrophus capreae* WINN. var. *major* KIEFF.  
  
*Oligotrophus Panteli* KIEFF.  
*Oligotrophus Reaumurianus* F. LÖW.  
*Oligotrophus* sp. [HOUARD: 127].  
*Perrisia alni* F. LÖW.  
*Perrisia aparines* KIEFF.  
*Perrisia cardaminis* WINN.  
*Perrisia carpini* F. LÖW.  
*Perrisia crataegi* WINN.  
*Perrisia Engstfeldi* RÜBS.  
*Perrisia fraxini* KIEFF.  
*Perrisia galeobdolonis* WINN.  
*Perrisia galii* H. LÖW.  
*Perrisia gallicola* F. LÖW.  
*Perrisia hygrophila* MIK.  
*Perrisia lithospermi* H. LÖW.  
  
*Taraxacum officinale*.  
*Fraxinus excelsior*.  
*Brassica Rapa*.  
*Barbarea stricta*.  
*Carex arenaria*.  
*Geum rivale*.  
*Populus tremula*.  
*Populus tremula*.  
*Populus tremula*.  
*Populus tremula*.  
*Populus tremula*.  
*Thymus Serpyllum*.  
*Centaurea Scabiosa*.  
*Quercus robur*, *Qu. sessiliflora*.  
*Quercus robur*, *Qu. sessiliflora*.  
*Fagus silvatica*.  
*Fagus silvatica*.  
*Glechoma hederacea*.  
*Salix caprea*, *S. cinerea*, *S. cinerea* × *viminialis*, *S. aurita*.  
*Salix caprea*, *S. caprea* × *phylicifolia*, *S. caprea* × *purpurea*, *S. caprea* × *viminialis*, *S. (caprea* × *cinerea)* × *viminialis*, *S. cinerea*, *S. cinerea* × *incana*, *S. cinerea* × *nigricans*, *S. cinerea* × *repens*, *S. cinerea* × *viminialis*, *S. aurita*, *S. nigricans*, *S. holosericea*.  
*Juniperus communis*.  
*Tilia cordata*, *T. platyphylla*.  
*Juniperus communis*.  
*Alnus glutinosa*, *A. incana*.  
*Galium Aparine*.  
*Cardamine pratensis*.  
*Carpinus Betulus*.  
*Crataegus oxyacantha*, *Cr. monogyna*.  
*Filipendula Ulmaria*.  
*Fraxinus excelsior*.  
*Lamium Galeobdolon*.  
*G. uliginosum*, *G. verum*.  
*Galium verum*.  
*Galium palustre*.  
*Lithospermum arvense*.

*Perrisia loticola* RÜBS.

*Perrisia mali* KIEFF.

*Perrisia marginemtorquens* WINN.

*Perrisia muricatae* MEADF.

*Perrisia myosotidis* KIEFF.

*Perrisia persicariae* L.

*Perrisia populeti* RÜBS.

*Perrisia pustulans* RÜBS.

*Perrisia rosarum* HARDY.

*Perrisia serotina* WINN.

*Perrisia terminalis* H. LÖW.

*Perrisia tiliamvolvans* RÜBS.

*Perrisia trachelii* WACHTL.

*Perrisia trifolii* F. LÖW.

*Perrisia ulmariae* BREMI.

*Perrisia urticae* PERRIS.

*Perrisia veronicae* VALLOT.

*Perrisia viciae* KIEFF.

*Perrisia violae* F. LÖW.

*Perrisia* sp. [HOUARD: 3509].

*Perrisia* sp. [HOUARD: 3775].

*Perrisia* sp. [HOUARD: 3776].

*Perrisia* sp. [HOUARD: 4819].

*Perrisia* sp. [HOUARD: 5194].

*Perrisia* sp.?

*Rhabdophaga heterobia* H. LÖW.

*Rhabdophaga Pierrei* KIEFF.?

*Rhabdophaga rosaria* H. LÖW.

*Rhabdophaga saliciperda* DUFUR.

*Rhabdophaga salicis* SCHRANK.

*Rhopalomyia millefolii* H. LÖW.

*Rhopalomyia ptarmicae* VALLOT.

*Schizomyia galiorum* KIEFF.

*Lotus corniculatus*.

*Pyrus Malus*.

*Salix fragilis*, *S. alba*, *S. alba* × *pentandra*  
*S. viminalis*, *S. caprea*, *S. cinerea*,  
*S. cinerea* × *viminalis*, *S. aurita*, *S.*  
*aurita* × *repens*, *S. aurita* × *viminalis*,  
*S. rosmarinifolia*, *S. repens* × *vimi-*  
*nalis*, *S. lapponum* × *viminalis*.

*Carex contigua*, *C. vulpina*.

*Myosotis scorpioides*.

*Polygonum amphibium*.

*Populus tremula*.

*Filipendula Ulmaria*.

*Rosa canina*, *R. mollissima*.

*Hypericum maculatum*, *H. perforatum*.

*Salix pentandra*, *S. fragilis*, *S. alba*, *S. alba*  
× *fragilis*, *S. triandra*, *S. babylonica*

*Tilia cordata*, *T. platyphylla*.

*Campanula rotundifolia*.

*Trifolium repens*.

*Filipendula Ulmaria*, *F. hexapetala*.

*Urtica dioica*.

*Veronica Chamaedrys*, *V. officinalis*.

*Vicia Cracca*, *V. tenuifolia*, *V. sepium*.

*Viola tricolor*, *V. Munbyana*, *V. splendida*,  
*V. arvensis*.

*Medicago lupulina*.

*Lathyrus pratensis*.

*Lathyrus pratensis*.

*Prunella vulgaris*.

*Galium boreale*.

*Knautia arvensis*.

*Salix fragilis*, *S. alba* × *triandra*, *S. tri-*  
*andra*, *S. hastata* × *repens*, *S. repens*

*Salix caprea*.

*Salix triandra*, *S. caprea*, *S. cinerea*, *S. aurita*.

*Salix alba*, *S. caprea*.

*Salix purpurea*, *S. caprea*, *S. cinerea*, *S.*  
*aurita*.

*Achillea Ptarmica*, *A. Millefolium*.

*Achillea Ptarmica*.

*Galium verum*.

*Schizomyia pimpinellae* F. LÖW.  
*Stictodiplosis corylina* F. LÖW.  
*Stictodiplosis scrophulariae* KIEFF.  
*Cecidomyid.*  
*Cecidomyid.*  
*Cecidomyid* [HOUARD: 913].  
*Cecidomyid* [HOUARD: 914].  
*Cecidomyid* [HOUARD: 2663].  
*Anthomyia signata* BRISCHKE.  
*Carphotricha pupillata* FALLÉN.  
*Lipara lucens* MEIGEN.  
*Tephritis marginata* FALLÉN.  
*Trypeta* sp. [HOUARD: 6098].

*Pimpinella Saxifraga.*  
*Corylus avellana.*  
*Scrophularia nodosa.*  
*Carex arenaria.*  
*Salix cinerea, S. aurita.*  
*Salix repens.*  
*Salix repens.*  
*Cardamine pratensis.*  
*Athyrium Filix femina.*  
*Hieracium umbellatum.*  
*Phragmites communis.*  
*Senecio vulgaris.*  
*Sonchus arvensis.*

### Lepidoptera.

*Sesia* sp.?  
*Evetria buoliana* W. V.  
*Evetria resinella* L.  
*Grapholitha corollana* HÜBNER.  
*Grapholitha Servilleana* DUP.  
*Nepticula argyropeza* ZETT.

*Rumex Acetosella.*  
*Pinus silvestris.*  
*Pinus silvestris.*  
*Populus tremula.*  
*Salix aurita, S. aurita* × *hastata, S. repens.*  
*Populus tremula.*

### Hemiptera.

*Livia juncorum* LATR.  
*Psylla buxi* L.  
*Psyllopsis fraxini* L.  
*Trichopsylla Walkeri* FÖRSTER.  
*Trioza cerastii* H. LÖW.  
*Trioza dispar* F. LÖW.  
*Trioza rhamni* SCHRANK.  
*Adelges abietis* KALT.  
*Adelges strobilobius* KALT.  
*Adelges viridis* RATZ.  
*Aphis anthrisci* KALT.  
*Aphis atriplicis* L.

*Juncus lamprocarpus, J. fuscoater, J. supinus, J. bufonius.*  
*Buxus sempervirens.*  
*Fraxinus excelsior.*  
*Rhamnus cathartica.*  
*Cerastium caespitosum.*  
*Taraxacum officinale.*  
*Rhamnus cathartica.*  
*Picea Abies, P. alba, P. obovata.*  
*Picea Abies.*  
*Picea Abies.*  
*Anthriscus silvestris.*  
*Chenopodium album, Ch. glaucum, Ch. rubrum, Atriplex patulum, A. laciniatum, A. latifolium, A. prostratum, A. hastatum, A. litorale.*  
*Alopecurus pratensis, A. geniculatus.*  
*Galium verum.*  
*Brassica oleracea.*

*Aphis avenae* FABR.  
*Aphis bicolor* KOCH.  
*Aphis brassicae* L.

*Aphis cerastii* KALT.  
*Aphis cucubali* PASS.  
*Aphis evonymi* FABR.  
*Aphis grossulariae* KALT.

*Aphis nasturtii* KALT.  
*Aphis padi* L.  
*Aphis piri* FONSC.  
*Aphis viburni* SCOP.  
*Aphis* sp.  
*Aphis* sp. [HOUARD: 5206].  
*Aphis* sp. [HOUARD: 6978].  
*Aphis* sp.  
*Brachycolus stellariae* HARDY.  
*Cryptosiphon artemisiae* PASS.  
*Hamamelistes betulina* HORVATH.  
*Macrosiphum hieracii* KALT.  
*Macrosiphum ulmariae* SCHRANK.  
*Myzus cerasi* FABR.  
*Myzus mahaleb* KOCH.  
*Myzus oxyacanthae* KOCH.

*Myzus ribis* L.

*Nectarosiphum rubi* KALT.

*Pemphigus affinis* KALT.  
*Pemphigus bursarius* L.  
*Pemphigus marsupialis* COURCHET.  
*Pemphigus protospirae* LICHT.  
*Pemphigus spirothecae* PASS.  
*Pemphigus xylostei* DE GEER.

*Prociphilus bumeliae* SCHRANK.  
*Rhopalosiphum ligustri* KALT.  
*Schizoneura ulmi* L.  
*Sipha polygoni* SCHOUTEDEN?  
*Siphocoryne xylostei* SCHRANK.

*Tetraneura ulmi* DE GEER.  
*Aphid* [HOUARD: 2117, 2116].  
*Aphid* [HOUARD: 2697].

*Cerastium caespitosum*.  
*Silene vulgaris*.  
*Evonymus europaea*.  
*Ribes nigrum*, *R. rubrum*, *R. aureum*, *R. sanguineum*.  
*Sisymbrium officinale*.  
*Prunus Padus*.  
*Crataegus oxyacantha*, *Cr. monogyna*.  
*Philadelphus coronarius*, *Viburnum Opulus*.  
*Salix caprea*.  
*Galium Mollugo*.  
*Lathyrus pratensis*.  
*Campanula rotundifolia*.  
*Stellaria Holostea*.  
*Artemisia vulgaris*.  
*Betula pubescens*.  
*Hieracium Pilosella*.  
*Spiraea salicifolia*.  
*Prunus avium*.  
*Prunus Mahaleb*.  
*Pyrus communis*, *Crataegus oxyacantha*, *Cr. monogyna*.  
*Ribes nigrum*, *R. rubrum*, *R. petraeum*, *R. caucasicum*, *R. multiflorum*.  
*Rubus idaeus*, *R. suberectus*, *R. fruticosus*, *R. caesius*.  
*Populus nigra*, *P. nigra* \* *italica*.  
*Populus nigra*, *P. nigra* \* *italica*.  
*Populus nigra*, *P. nigra* \* *italica*.  
*Populus nigra* \* *italica*.  
*Populus nigra*, *P. nigra* \* *italica*.  
*Lonicera xylosteum*, *L. tatarica*, *L. coerulea*, *L. flava*, *L. sp.*  
*Fraxinus excelsior*.  
*Ligustrum vulgare*.  
*Ulmus scabra*, *U. foliacea*.  
*Polygonum aviculare*.  
*Lonicera Caprifolium*, *L. Periclymenum*, *L. Xylosteum*.  
*Ulmus scabra*, *U. foliacea*.  
*Rumex Hydrolapathum*, *R. domesticus*.  
*Turritis glabra*.

*Aphid.**Aphid.**Aphid* [HOUDARD: 5373].*Aphid* [HOUDARD: 5757].*Pyrus Malus.**Prunus spinosa*, *Pr. insititia*, *Pr. domestica*.*Lonicera Xylosteum.**Chrysanthemum vulgare.***Arachnida.****Acaria.***Tarsonemus phragmitidis* SCHL.*Tarsonemus spirifex* MARCHAL.*Eriophyes anthocoptes* NAL.*Eriophyes artemisiae* CAN. var. *subtilis* NAL.*Eriophyes atrichus* NAL.*Eriophyes avellanae* NAL.*Eriophyes betulae* NAL.*Eriophyes brevipunctatus* NAL.*Eriophyes brevitarsus* FOCKEU.*Eriophyes centaureae* NAL.*Eriophyes cerastii* NAL.*Eriophyes diversipunctatus* NAL.*Eriophyes galii* KARP.*Eriophyes galiobius* CAN.*Eriophyes geranii* CAN.*Eriophyes gibbosus* NAL.*Eriophyes goniothorax* NAL.*Eriophyes hippocastani* FOCKEU.*Eriophyes laevis* NAL.*Eriophyes laticinctus* NAL.*Eriophyes laticinctus* NAL. var. *thyrsiflora* NAL.*Eriophyes leontodontis* LINDROTH.*Eriophyes macrochelus* NAL.*Eriophyes macrochelus* NAL. var. *erinea* TROTTER.*Eriophyes macrochelus* NAL. subsp. *megalonyx* NAL.*Eriophyes macrorrhynchus* NAL.*Eriophyes macrotrichus* NAL.*Eriophyes malinus* NAL.*Phragmitis communis.**Avena sativa.**Cirsium arvense.**Artemisia vulgaris.**Stellaria palustris*, *St. graminea.**Corylus avellana.**Betula verrucosa.**Ulmus laevis.**Alnus glutinosa*, *A. incana.**Centaurea Jacea.**Cerastium arvense.**Populus tremula.**Galium verum.**Galium saxatile*, *G. verum*, *G. Mollugo* × *verum.**Geranium sanguineum.**Rubus suberectus*, *R. fissus*, *R. fruticosus.**Crataegus oxyacantha*, *Cr. monogyna.**Aesculus Hippostanum.**Alnus glutinosa*, *A. incana*, *A. glutinosa* × *incana.**Lysimachia vulgaris.**Naumburgia thyrsiflora.**Leontodon autumnalis.**Acer platanoides.**Acer pseudoplatanus.**Acer platanoides.**Acer pseudoplatanus.**Carpinus Betulus.**Pyrus Malus.*

<i>Eriophyes megacerus</i> CAN. et MASS.	<i>Mentha aquatica.</i>
<i>Eriophyes Nalepai</i> FOCKEU.	<i>Alnus glutinosa, A. incana.</i>
<i>Eriophyes nervisequus</i> CAN.	<i>Fagus silvatica.</i>
<i>Eriophyes nervisequus</i> CAN. var. <i>maculifer</i> TROTTER.	<i>Fagus silvatica.</i>
<i>Eriophyes nudus</i> NAL.	<i>Geum urbanum, G. rivale.</i>
<i>Eriophyes paderineus</i> NAL.	<i>Prunus Padus.</i>
<i>Eriophyes padi</i> NAL.	<i>Prunus spinosa, P. Padus.</i>
<i>Eriophyes parvulus</i> NAL.	<i>Potentilla Crantzii.</i>
<i>Eriophyes pilosellae</i> NAL.	<i>Hieracium Pilosella.</i>
<i>Eriophyes pini</i> NAL.	<i>Pinus silvestris.</i>
<i>Eriophyes piri</i> PAGENST.	<i>Cotoneaster integerrima, C. melanocarpa,</i> <i>Pyrus Malus, P. communis, Sorbus</i> <i>Aria, S. Aucuparia.</i>
<i>Eriophyes plicator</i> NAL.	<i>Medicago lupulina.</i>
<i>Eriophyes plicator</i> NAL. var. <i>trifolii</i> NAL.	<i>Trifolium procumbens, Tr. filiforme, Tr</i> <i>repens.</i>
<i>Eriophyes populi</i> NAL.	<i>Populus tremula.</i>
<i>Eriophyes quadrisetus</i> THOMAS.	<i>Juniperus communis.</i>
<i>Eriophyes Rechingeri</i> NAL.	<i>Crepis biennis.</i>
<i>Eriophyes ribis</i> NAL.	<i>Ribes nigrum.</i>
<i>Eriophyes rudis</i> CAN.	<i>Betula verrucosa, B. pubescens.</i>
<i>Eriophyes rudis</i> CAN. var. <i>calycophytus</i> NAL.	<i>Betula verrucosa, B. pubescens, B. urticaefolia</i>
<i>Eriophyes rudis</i> CAN. var. <i>longisetosus</i> NAL.	<i>Betula verrucosa, B. pubescens.</i>
<i>Eriophyes salicis</i> NAL.	<i>Salix alba, S. caprea × viminalis.</i>
<i>Eriophyes similis</i> NAL.	<i>Prunus spinosa, P. insititia, P. domestica.</i>
<i>Eriophyes stenaspis</i> NAL.	<i>Fagus silvatica.</i>
<i>Eriophyes stenaspis</i> NAL. var. <i>plicator</i> NAL.	<i>Fagus silvatica.</i>
<i>Eriophyes tenellus</i> SCHL.	<i>Carpinus Betulus.</i>
<i>Eriophyes tenuis</i> NAL.	<i>Dactylis glomerata.</i>
<i>Eriophyes tetanotrix</i> NAL.	<i>Salix cinerea, S. aurita.</i>
<i>Eriophyes tetratrichus</i> NAL.	<i>Tilia cordata, T. platyphylla.</i>
<i>Eriophyes Thomasi</i> NAL.	<i>Thymus Serpyllum.</i>
<i>Eriophyes tiliae</i> PAGENST.	<i>Tilia cordata, T. platyphylla.</i>
<i>Eriophyes tiliae</i> PAGENST. var. <i>exilis</i> NAL.	<i>Tilia cordata, T. platyphylla.</i>
<i>Eriophyes tiliae</i> PAGENST. var. <i>liosoma</i> NAL.	<i>Tilia cordata, T. platyphylla.</i>
<i>Eriophyes triradiatus</i> NAL.	<i>Salix fragilis.</i>
<i>Eriophyes tristriatus</i> NAL. var. <i>erinea</i> NAL.	<i>Juglans regia.</i>
<i>Eriophyes varius</i> NAL.	<i>Populus tremula.</i>
<i>Eriophyes xylostei</i> CAN.	<i>Lonicera Periclymenum.</i>
<i>Phyllocoptes anthobius</i> NAL.	<i>Galium boreale, G. verum.</i>
<i>Phyllocoptes populi</i> NAL.	<i>Populus tremula.</i>



<i>Phyllocoptes retiolatus</i> NAL.	<i>Vicia Cracca.</i>
<i>Phyllocoptes rigidus</i> NAL.	<i>Taraxacum officinale.</i>
<i>Phyllocoptes scutellariae</i> CAN. et MASS.	<i>Scutellaria galericulata.</i>
<i>Eriophyid</i> [HOUARD: 500].	<i>Populus tremula.</i>
<i>Eriophyid</i> [HOUARD: 591, 628, 661, 702].	<i>Salix fragilis, S. alba, S. triandra, S. alba</i> <i>× fragilis, S. purpurea, S. repens.</i>
<i>Eriophyid</i> [HOUARD: 1054].	<i>Corylus avellana.</i>
<i>Eriophyid</i> [ROSS: 1661].	<i>Salix cinerea.</i>
<i>Eriophyid</i> [HOUARD: 2666].	<i>Cardamine pratensis.</i>
<i>Eriophyid</i> [HOUARD: 2840].	<i>Filipendula Ulmaria.</i>
<i>Eriophyid</i> [HOUARD: 2884].	<i>Pyrus Malus.</i>
<i>Eriophyid</i> [HOUARD: 3267].	<i>Prunus insititia.</i>
<i>Eriophyid</i> [HOUARD: 3772].	<i>Lathyrus pratensis.</i>
<i>Eriophyid</i> [HOUARD: 4149].	<i>Tilia cordata.</i>
<i>Eriophyid</i> [HOUARD: 4443].	<i>Pimpinella major.</i>
<i>Eriophyid</i> [HOUARD: 5675].	<i>Achillea Millefolium.</i>
<i>Eriophyid</i> [HOUARD: 5705].	<i>Achillea Ptarmica.</i>
<i>Eriophyid</i> [HOUARD: 5731].	<i>Chrysanthemum Leucanthemum.</i>

### Nematodes.

<i>Tylenchus hordei</i> SCHÖYEN.	<i>Poa pratensis.</i>
<i>Tylenchus millefolii</i> F. LÖW.	<i>Achillea Millefolium.</i>
<i>Tylenchus</i> sp. [HOUARD: 187].	<i>Agrostis stolonifera.</i>
<i>Tylenchus</i> sp. [HOUARD: 6087].	<i>Taraxacum officinale.</i>
<i>Tylenchus</i> sp. [HOUARD: 6206].	<i>Hieracium Pilosella.</i>
<i>Cecidozoon ignotum</i> [HOUARD: 4737].	<i>Myosotis scorpioides.</i>

## Litteraturförteckning.

- ANDERSEN, L., Vore Gymnetron-Arter paa Linaria vulgaris. (Entomologiske Meddelelser. IV. Kjøbenhavn 1893—94. p. 252.)
- ANDERSSON, C. G., Iakttagelser öfver några insekters lefnadsförhållanden. (Entomologisk Tidskrift. V. 1884. Stockholm. p. 185.)
- AURIVILLIUS, [CHR.], Strödda notiser. (Entomologisk Tidskrift. Stockholm. V [1884], p. 53; VII [1886], pp. 5, 146; VIII [1887], p. 61; XI [1890], p. 100.)
- BAUDYS, E., Neue oder seltene Gallenwirte. (Societas entomologica. Jahrgang XXVIII. 1913.)
- BAYER, E., Die Zoocecidien der Insel Bornholm. (Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. 59. Band. Wien 1909. p. 104.)
- BERGENSTAMM, J. E. von & Löw, P., Synopsis Cecidomyidarum. (Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. XXVI. Band. 1876. p. 1.)
- TORBERN BERGMAN, Et sällsamt Galläple. (Kongl. Vetenskaps Academiens Handlingar för år 1762. Vol. XXIII. Stockholm 1762. p. 139. Tab. IV. figg. 1—6.)
- , —, De galla quadam singulari. (Opuscula. Volumen V. p. 141.)
- BOAS, J. E. V., (I) Dansk Forstzoologi. København 1896—98.
- , —, (II) Yngelpleje hos en Træbuk. (Oversigt over det K. Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlingar. 1900. p. [16].)
- , —, (III) Ueber einen Fall von Brutpflege bei einem Bockkäfer. (Zoologische Jahrbücher. XIII. Band. Jena 1900. p. 247. Taf. 22.)
- BOHEMAN, C. H., Skandinaviska Pteromaliner. (Kongl. Vetenskaps-Academiens Handlingar. 1833, p. 329; 1835, p. 222.)
- BOHLIN, K., Två zoocecidier på Laurus canariensis Watson var. azorica Seubert & Hochst. (Entomologisk Tidskrift. XXII. Stockholm 1901. p. 81.)
- BOIE, F., Zur Verwandlungs-Geschichte inländischer Zweiflügler. (KRØYER's Naturhistorisk Tidskrift. II. Kjøbenhavn 1833—1839. p. 234.)
- BORRIES, H., Bidrag til Danske Insekters Biologi. (Entomologiske Meddelelser. I. Kjøbenhavn 1887—88. p. 285.)
- BRENNER, M., *Cerastium vulgatum* med abnormt utvecklade blommor och örtblad. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. III. Helsingfors 1878. p. 169.)
- CONNOLD, E. T., (I) British vegetable galls. An Introduction to their study. London 1901.
- , —, (II) British oak galls. London 1908.
- DAHLBOM, A. G., Kort underrättelse om Skandinaviska Insekters allmännare skada och nytta i hushållningen. Lund 1837.
- , —, Skandinavisk Hymenopter-Fauna. Lund 1846.
- , —, Galläplen förorsakade af Sågflugor. (Forhandlingar ved de skandinaviske Naturforskeres fjerde Møde i Christiania den 11—18 juli 1844. Christiania 1847. p. 273.)
- DALLA TORRE, C. G. DE, Catalogus Hymenopterorum hucusque descriptorum systematicus et synonymicus. Volumen I: Tentredinidæ incl. Uroceridæ. Volumen II: Cynipidæ. Lipsiæ MDCCCXCIV, MDCCCXCIII.

- DALLA TORRE, C. G. von & KIEFFER, J. J., Cynipidæ. (Das Tierreich. Lieferung 24. Berlin 1910.)
- DALMAN, J. V., Försök till Uppställning af Insectfamiljen Pteromalini, i synnerhet med afseende på de i Sverige funna Arter. (Kongl. Vetenskaps-Academiens Handlingar. 1820. p. 123.)
- DE GEER, CH., Mémoires pour servir à l'histoire des insectes. Tome I—VII. Stockholm 1752—1778.
- ELFVING, [F.], Knölbildningar på rötterna af *Littorella lacustris*. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. XXII. Helsingfors 1896. p. 20.)
- ENGELHART, CHR., Tillæg til Fortegnelserne over de i Danmark levende Coleoptera. (Entomologiske Meddelelser. Anden Række. I. Kjøbenhavn 1897—1904. p. 113.)
- ERIKSSON, J., Bidrag till kännedomen om våra odlade växters sjukdomar. I. (Meddelanden från Kongl. Landtbruks-Akademiens experimentalfält N:o 1. Stockholm 1885.)
- , —, Ueber einige neu beobachtete Pflanzenkrankheiten. (Botanisches Centralblatt. XXI. 1885. p. 220.)
- FORSIUS, R., Om några kläckta parasitsteklar. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. XLI. 1914—1915. Helsingfors. p. 136.)
- FRAUENFELD, G. RITTER VON, Bericht über eine Reise durch Schweden und Norwegen im Sommer 1863. (Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. Jahrgang 1863. p. 1161.)
- ELIAS FRIES, Observationes Mycologicæ præcipue ad illustrandam Floram Svecicam. I, II. Havnæ 1815—1818.
- , —, Systema mycologicum. I, II. Lundæ 1821—1823. III. Gryphiswaldæ 1829.
- Förteckning öfver Skandinavians växter, utgifven af Lunds Botaniska Förening. 1. Kärlväxter. (Tryckt som manuskript.) Andra upplagan. Lund 1917.
- GERTZ, O., (I) Studier öfver anthocyan. Akademisk afhandling. Lund 1906.
- , —, (II) Några ord om cecidiet af *Andricus callidoma* Hartig. (Botaniska Notiser. Lund 1914. p. 235.)
- , —, (III) Fossila zooecidier å kvartära växtlämningar. (Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar. Band 36. Stockholm 1914. p. 533.)
- , —, (IV) En af Kilian Stobæus beskrifven bildningsafvikelse å *Hesperis matronalis* L. (Svensk Botanisk Tidskrift. Band 9. Stockholm 1915. p. 236.)
- , —, (V) *Livia juncorum* Latr. och dess gallbildning. Den första cecidiebildnen i svensk litteratur. (Fauna och Flora. Stockholm 1915. p. 145.)
- , —, (VI) Archiater Carl Linnæi föreläsningar uti botaniquen. [Ett kollegiehäfte från den Linnéanska tiden.] (Botaniska Notiser. Lund 1915. p. 65.)
- , —, (VII) Några förlinnéanska uppgifter angående zooecidier i svensk botanisk litteratur. (Fauna och Flora. Stockholm 1916. p. 145.)
- , —, (VIII) Några lappländska zooecidier. (Botaniska Notiser. Lund 1916. p. 75.)
- , —, (IX) Några zooecidier från Island. (Botaniska Notiser. Lund 1916. p. 97.)
- , —, (X) Några fyndorter för fossil *Rhytisma salicinum* (Pers.) Fr. (Botaniska Notiser. Lund 1917. p. 129.)
- , —, (XI) Cecidologiska och teratologiska uppgifter i Olof Celsii Flora Uplandica. (Fauna och Flora. Stockholm 1917.) [Under tryckning.]
- GREVILLIUS, A. Y. & NIESSEN, J., Begleitwort zu Zooecidia et Cecidozoa imprimis provinciae Rhenanæ. Lieferung I—VI Cöln (Rhein) 1906—1912.
- GUINCHARD, O., Gallknölar å rörvass. (Entomologisk Tidskrift. VII. Stockholm 1886. p. 5.)
- HENNING, E., (I) De viktigaste å kulturväxterna förekommande nematoderna. (Kongl. Landtbruks-Akademiens Handlingar och Tidskrift för år 1898. Stockholm. p. 247.)
- , —, (II) Några ord om hvetemyggan (*Contarinia Tritici*) med särskild hänsyn till hennes härjningar i mellersta Sverige sommaren 1912. (Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. XXIII. Malmö 1913. p. 65.)
- HENRIKSEN, K. L., Om nogle for den danske Fauna nye Cynipide-Galler. (Entomologiske Meddelelser. Anden Række. V. Kjøbenhavn 1913—1915. p. 96.)
- HIERONYMUS, G., Beiträge zur Kenntniss der europäischen Zooecidien und der Verbreitung derselben. (Ergänzungsheft zum 68. Jahresbericht der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. Breslau 1890. p. 49.)

- HISINGER, E., Galläpplebildningar på *Quercus ilicifolia*. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. XX. Helsingfors 1894. p. 60.)
- HOUARD, C., Les Zoocécidies des plantes d'Europe et du bassin de la Méditerranée. Tome I—III. Paris 1908—1913.
- JENSEN, J. L., Nogle Iakttagelser og Forsøg vedrørende Havremaal og Kløvereaal. (Beretning om Virksomheden i Aaret 1892. Kjøbenhavn 1893. p. 163.)
- JØRGENSEN, P., Beitrag zur Biologie der Blattwespen, Chalastogastra. (Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie. Band II. Husum 1906. p. 347.)
- , —, De danske galledannende Cynipider. (Entomologiske Meddelelser. Anden Række. Tredje Bind. Kjøbenhavn 1906—1910. p. 85.)
- , —, De danske Arter af Bladhvepseslægten *Pontania* Costa (Chalastogastra). (Entomologiske Meddelelser. Anden Række. Tredje Bind. Kjøbenhavn 1906—1910. p. 113.)
- KERTÉSZ, C., Catalogus dipterorum hucusque descriptorum. Volumen II. Lipsiæ 1902.
- KLIER, H., Fortegnelse over bladvepse indsamlede i det sydlige Norge i 1893. (Entomologisk Tidsskrift. XVI. 1895. Stockholm. p. 155.)
- , —, Uebersicht der phytophagen Hymenopteren des arktischen Norwegens. (Tromsø Museums Aarshefter. 19. 1896. p. 13.) p. 37.
- KIEFFER, J. J., Synopsis des Zoocecidies de l'Europe. Paris 1901.
- KIEFFER, J. J. & NIELSEN, J. C., Eine neue Weidengallmücke. (Entomologiske Meddelelser. Anden Række. III. Kjøbenhavn 1906—1910. p. 1.)
- KÜSTER, E., (I) Die Gallen der Pflanzen. Ein Lehrbuch für Botaniker und Entomologen. Leipzig 1911.
- , —, (II) Allgemeiner Teil. (RÜBSAAMEN, EW. H., Die Zoocecidien, durch Tiere erzeugte Pflanzengallen Deutschlands und ihre Bewohner. Erste Lieferung. Stuttgart 1911.)
- , —, (III) Pathologische Pflanzenanatomie. Zweite Auflage. Jena 1916.
- LAGERHEIM, G., (I) Ueber Dipterocecidien auf Carex-Arten. (Tromsø Museums Aarshefter. 16. 1893. p. 168.)
- , —, (II) Beiträge zur Kenntniss der Zoocecidien des Wacholders (*Juniperus communis* L.). (Entomologisk Tidsskrift. Årgång 20. Stockholm 1899. p. 113. Taf. 5.)
- , —, (III) Baltiska zoocecidier. (Arkiv för Botanik. Band 4. N:o 10. Uppsala 1905.)
- , —, (IV) & PALM, B., Zoocecidier från Bohuslän. (Svensk Botanisk Tidsskrift. Band 2. Stockholm 1908. p. 340.)
- , —, (V) Baltiska zoocecidier, II. (Arkiv för Botanik. Band 14. N:o 13. Stockholm 1916.)
- LAMPA, S., (I) Berättelse angående resor och förrättningar under år 1893 af Kongl. Landtbruksstyrelsens entomolog. (Uppsatser i praktisk entomologi. 4. Stockholm 1894. p. 1. Taf. I. — Entomologisk Tidsskrift. XV. Stockholm 1894. p. 1.)
- , —, (II) Tallsköttvecklaren (*Retinia Buoliana* SCHIFF). (Uppsatser i praktisk entomologi. 11. Stockholm 1901. p. 64. — Entomologisk Tidsskrift. XXII. Stockholm 1901. p. 64.)
- LECHE, J., Novæ insectorum species, quas præside Johanne Leche proponit ISAACUS UDDMAN. Aboæ MDCCLIII.
- LINDBERG, [S. I.], Galläplelika missbildningar å pleurocarpa mossor. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. VI. Helsingfors 1881. p. 192.)
- LINDBLOM, A. E., Carex punctata Gaud., ny för Skandinavians flora; jemte anmärkningar rörande några andra arter af detta släkte. (Botaniska Notiser för år 1839 och 1840. Lund 1841. p. 98.)
- LINDROTH, J. I., Beiträge zur Kenntniss der Finlandischen Eriophyiden. (Acta Societatis pro fauna et flora fennica. Volumen XVIII. Helsingfors 1890—1900. N:o 2.)
- , —, Tre för den finska faunan nya eriophyider. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. XXVIII. 1901—1902. Helsingfors. B. p. 3.)
- , —, Gallbildning på Rosa cinnamomea. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. XXVIII. 1901—1902. Helsingfors. p. 45.)
- , —, Växtpatologiska meddelanden. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. XXX. 1903—1904. Helsingfors. p. 26.)

- LINDROTH, J. I., Neue und seltene finnische Eriophyiden. (Acta Societatis pro fauna et flora fennica. 26. Helsingforsiae 1904. N:o 4.)
- CAROLI LINNÆI (I) Iter Lapponicum 1732. Andra upplagan ombesörjd af TH. M. FRIES. (Skrifter af CARL VON LINNÉ utgifna af Kungl. Svenska Vetenskapsakademien. V. Uppsala 1913.)
- , —, (II) Flora Lapponica. Amsteledami MDCCXXXVII. — Flora Lapponica, öfversatt till svenska språket af TH. M. FRIES. (Skrifter af CARL VON LINNÉ utgifna af Kungl. Svenska Vetenskapsakademien. I. Uppsala 1905.)
- , —, (III) Tal om Märkvärdigheter uti Insecterne, hållit för Wettenskaps Academien, då första præsidentskapet aflades 1739 d. 3 October. Stockholm MDCCXXXIX.
- , —, (IV) Öländska och Gothländska Resa på Riksens Högloflige Ständers befallning förrättad åhr 1741. Stockholm och Upsala 1745.
- , —, (V) Wästgöta-Resa. På Riksens Högloflige Ständers Befallning förrättad år 1746. Stockholm 1747.
- , —, (VI) Skånska Resa på Höga Öfwerhetens befallning förrättad år 1749. Stockholm 1751. — Andra upplagan. Lund 1874.
- , —, (VII) Flora suecica. Editio secunda. Stockholmiae 1755.
- , —, (VIII) Fauna suecica. Editio altera. Stockholmiae 1761.
- , —, (IX) Amœnitates academicæ. Vol. I—VII. Holmiæ 1749—1769. — Cecidologiska uppgifter träffas här hufvudsakligen i dissertationerna af AVELIN, FORSSKÅHL, SÖDERBERG, ULLMARK, RYDBECK, DAHLBERG och BIBERG.
- LINNANIEMI, W. M., Kaksi Suomelle nutta äkämäsäiskilajia. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. XLII. 1915—1916. Helsingfors. p. 84.)
- LIRO, J. I., Suomelle nusia punkki-äkämia. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. XXXVIII. Helsingfors 1911—1912. p. 90.)
- LUNDSTRÖM, A. N., Några gallbildningar hos nordliga *Salix*-arter (*S. lanata*, *glauca*, *Lapponum*, *nigricans*, *phylicifolia* m. fl.). (Botaniska Notiser. Lund 1891. p. 63.)
- , —, Ueber einige Gallen an nördlichen *Salix*-Arten (*S. lanata*, *glauca*, *Lapponum*, *nigricans*, *phylicifolia* u. a.). (Botanisches Centralblatt. LIV. Band. Cassel 1893. p. 327.)
- LÖW, FR., Norwegische Phytopto- und Entomocecidien. (Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. XXXVIII. Band. Wien 1888. p. 537.)
- MAGNUS, P., Pirus-Pocken auf Gotland. (Sitzungsbericht der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin. 1874. p. 17.)
- , W., Die Entstehung der Pflanzengallen verursacht durch Hymenopteren. Jena 1914.
- MARCINOWSKI, K., Parasitisch und semiparasitisch an Pflanzen lebende Nematoden. (Arbeiten aus der k. biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft. VII. Band. Berlin 1910. p. 1.)
- MASSALONGO, C., Di due galle raccolte in Siberie ed in Lapponia da S. Sommier. (Bullettino della Società botanica Italiana. Anno 1899. Firenze 1899. p. 162.)
- MEINERT, FR., Catalogus Coleopterorum (Eleutheratorum) Danicorum. Additamentum tertium. (Entomologiske Meddelelser. I. Kjøbenhavn 1887—88. p. 33.)
- MÖLLER, G. F., Bidrag till kännedomen om parasitlifvet i galläpplen och dylika bildningar. (Entomologisk Tidskrift. III. Stockholm 1882. p. 182.)
- NIELSEN, J. C., Biologiske og faunistiske Meddelelser om Danske Cynipider. (Entomologiske Meddelelser. Anden Række. 1. Bind. Kjøbenhavn 1902. p. 229.)
- , —, Untersuchungen über die Lebensweise und Entwicklung einiger Arten der Gattung *Synergus*. (Allgemeine Zeitschrift für Entomologie. VIII. 1903. p. 35.)
- , —, Beiträge zur Biologie der Gattung *Cryptocampus*. (Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie. Husum. Band I [1905], p. 383; Band II [1906], p. 44.)
- , —, De Danske *Cryptocampus*-Arters Biologie. (Tidsskrift for Skovvæsen. 17. Bind. Række B. Kjøbenhavn 1906. p. 256.)
- , —, *Aphis Cardui* L. auf *Oenothera muricata* L. (Marcellia. Rivista internazionale di cecidologia. Vol. VII. An. 1908. Avellino 1908. p. 14.)
- NILSSON-EHLE, H., Nematoder, en hotande fara för vår sädesodling. (Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. XIII. Malmö 1903. p. 34.)

- NILSSON-EHLE, H., Fortsatta iakttagelser öfver nematoder på våra sädesslag. (Sveriges Utsädesförenings Tidskrift. XIII. Malmö 1903. p. 179.)
- PERSOON, C. H., Tentamen dispositionis methodicæ fungorum. Lipsiæ 1797.
- POPPIUS, B., Eine für Finland neue *Physoptus*-Art. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. XXXVIII. Helsingfors 1911—1912. p. 9.)
- RAJUS, J., Historia Insectorum. Londinis 1710.
- RÉAUMUR, R. A. F. DE, Mémoires pour servir à l'histoire des insectes. Tome I—VII. Paris 1734—1742.
- REIJNVAAN, J. & DOCTERS VAN LEEUWEN, W., Die Entwicklung der Galle von *Lipara lucens*. (Receuil des travaux botaniques néerlandais. Vol. 2. 1905. p. 235.)
- REUTER, E., En för Finland ny Psyllod, Trioza dispar F. Lw. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. XXIII. Helsingfors 1898. p. 54.)
- , —, Berättelse öfver skadeinsekters uppträdande i Finland år 1901. (Landtbruksstyrelsens Meddelande No. 39. Helsingfors 1902.)
- , —, Angrepp af Eriophyider såsom medverkande orsak till häxkvastbildningar. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. XXIX. 1902—1903. Helsingfors. p. 33.)
- , —, Gallbildning hos *Achillea millefolium* L., förorsakad af *Tylenchus millefolii* Löw. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. XXX. Helsingfors 1903—1904. p. 25.)
- , —, Hexenbesen und Eriophyiden. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. XXX. Helsingfors 1903—1904. p. 34.)
- , —, Angrepp på päronfrukt af *Eriophyes piri* (Nal.). (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. XXXI. 1904—1905. Helsingfors. p. 14.)
- , —, Zwei neue Tarsonemus-Arten. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. XXXI. 1904—1905. Helsingfors. p. 136.)
- , —, Några hymenopterocecidier. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. XXXIV. 1907—1908. Helsingfors. p. 64.)
- , O. M., Till kännedomen om Sveriges Psylloder. (Entomologisk Tidskrift. I. Stockholm 1881. p. 145.)
- , —, Från Dalarö i September (1880). Entomologisk skizz. (Entomologisk Tidskrift. I. Stockholm 1880. p. 201.)
- , —, Missbildningar af *Cerastium triviale*. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. IX. Helsingfors 1883. p. 126.)
- , —, Missbildningar på bladen af *Ulmus montana*. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. IX. Helsingfors 1883. p. 153.)
- , —, *Eriophyes rosalia* (Nal.) från Åbotrakten. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. XXXVIII. Helsingfors 1911—1912. p. 90.)
- ROSS, H., Die Pflanzengallen (Cecidien) Mittel- und Nordeuropas, ihre Erreger und Biologie und Bestimmungstabellen. Jena 1911.
- ROSTRUP, S., (I) Danske Zoocecidier. (Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjøbenhavn for Aaret 1896. Kjøbenhavn 1897. p. 1.)
- , —, (II) Grönlandske Phytoptider. (Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjøbenhavn for Aaret 1900. Kjøbenhavn 1900. p. 241.)
- RÜBSAAMEN, EW. H., Die Zoocecidien, durch Tiere erzeugte Pflanzengallen Deutschlands und ihre Bewohner. I, II Lieferung. Stuttgart 1911—1916.
- SAHLBERG, [J.], Galläplen af *Rhodites centifoliae*. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. VI. Helsingfors 1881. p. 192.)
- , —, Galläpplebildningar. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. VI. Helsingfors 1881. p. 207.)
- SCHLECHTENDAL, D. H. R. von, Die Gallbildungen (Zoocecidien) der deutschen Gefässpflanzen. Eine Einleitung zum Bestimmen derselben. Zwickau 1890—1895.
- , —, Eriophyidocecidien, die durch Gallmilben verursachten Pflanzengallen. (RÜBSAAMEN, EW. H., Die Zoocecidien, durch Tiere erzeugte Pflanzengallen Deutschlands und Ihre Bewohner. Lieferung II. Stuttgart 1916.)

- SCHMIDT, H., (I) Einige Bemerkungen zu den bei Grünberg i. Schl. von mir beobachteten »Procecidien«. (Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie. Band X. Berlin-Schöneberg 1914. p. 129.)
- SCHNEIDER, J. SPARRE, Sydvarangers entomologiske fauna. 2:det bidrag. Lepidoptera. (Tromsø Museums Aarshefter. 18. 1895. p. 1.) p. 71.
- , —, (II) Einige Notizen über das Zusammenleben von Gallinsekten und Pilzen an einheimischen Pflanzen. (FÜHLING's landwirtschaftliche Zeitung. 63. 1914. p. 143.) — Referat i Hedwigia, LVII, 1916. p. (121).
- SCHØYEN, W. M., Bygaalen (*Tylenchus hordei*, n. sp.) en ny, for Bygget skadelig Planteparasit blandt Rundormene. (Forhandlinger i Videnskabs-Selskabet i Christiania Aar 1885. N:o 22.)
- , —, Beretning om Skadeinsekter og Plantesygdomme i 1895. Kristiania 1896.
- , —, Beretning om Skadeinsekter og Plantesygdomme i 1897. Kristiania 1898.
- , —, Beretning om Skadeinsekter og Plantesygdomme i 1901. Kristiania 1903.
- SKÅRMAN, I. A. O., Om gallbildningar hos *Salix caprea* L. förorsakade af *Dorytomus taniatus* Fabr. (Svensk botanisk Tidskrift. Band 6. Stockholm 1912 p. 478.)
- SORAUER, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Dritte Auflage. Dritter Band. Die tierischen Feinde. Bearbeitet von L. REH. Berlin 1913.
- STEENSTRUP, J. J., Om de paa de skandinaviske Træer forekommende Træmider (*Phytoptus* Dug.). (Forhandlinger ved de skandinaviske naturforskeres syvende Møde i Christiania den 12—18 juli 1856. Christiania 1857. p. 189.)
- KILIAN STOBÆUS, Observatio Botanica circa Hesperidem Hortensem Monstrosam. (Acta Literaria Sveciæ Upsaliæ publicata, volumen primum. Annos 1720—1724. Upsaliæ & Stockholmiae.)
- SUNDEVALL, C. J. [& Böös, A. C.], Oekonomisk Afhandling om Insekternas åverkan på våra skogar. Lund 1826.
- THOMAS, FR., Entwicklungsgeschichte zweier *Phytoptus*-Gallen an *Prunus*. (Zeitschrift für die gesammten Naturwissenschaften. XXXIX. Berlin 1872. p. 193.)
- , —, Verzeichnis der Schriften über deutsche Zooecidien und Cecidozoen bis einschliesslich 1906. (RÜBSAAMEN, EW. H., Die Zooecidien, durch Tiere erzeugte Pflanzengallen Deutschlands und ihre Bewohner. Erste Lieferung. Stuttgart 1911.)
- THOMSON, C. G., (I) Skandinaviens insekter. Lund 1862.
- , —, (II) Entomologiska bidrag. (Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-Akademien's Förhandlingar. XIX. 1862. p. 611.)
- , —, (III) Opuscula entomologica. Fasc. 1—20. Lund 1869—1895.
- ANDERS TIDSTRÖMS Resa i Halland, Skåne och Blekinge år 1756. Utgifven af MARTIN WEIBULL. Lund 1891.
- TRAIL, J. W. H., The galls of Norway. (Transactions and Proceedings of the Botanical Society. Vol. XVII. Edinburg 1888/89. pp. 201, 482.)
- TRYBOM, F., Physapodnotiser. (Entomologisk Tidskrift. XVII. 1896. Stockholm. p. 87.)
- , —, Blåsfotingar (Physapoder) från gallbildningar på blad af asp. (Entomologisk Tidskrift. XX. 1899. Stockholm. p. 194.)
- TRÄGÅRDH, I., (I) Strödda meddelanden om kvalster. (Uppsatser i praktisk entomologi. 19. Uppsala 1909. p. 71. — Entomologisk Tidskrift. XXXI. Stockholm 1910. p. 10.)
- , —, (II) Pärongallkvalstret (*Eriophyes pyri* NAL.). (Uppsatser i praktisk entomologi. 20. Uppsala 1910. p. 45. — Entomologisk Tidskrift. XXXI. Stockholm 1910. p. 280.)
- , —, (III) Sveriges skogsinsekter. Stockholm 1914.
- TULLGREN, A., (I) Ur de gallbildande bladlössens lefnadshistoria. (Fauna och Flora. I. Stockholm 1906. p. 49.)
- , —, (II) Tjänsteresa 1907. (Uppsatser i praktisk entomologi. 18. Uppsala 1908. p. 21. — Entomologisk Tidskrift. XXIX. Stockholm 1908. p. 245.)
- , —, (III) Aphidologiske Studien. (Arkiv för Zoologi. Band 5. N:o 14. Stockholm 1909.)
- WAHLBERG, P. F., Flora Gothoburgensis. Præsiede C. P. Thunberg. Upsaliæ MDCCCXX.
- WAHLGREN, E., Ångermanländska fjärilar. (Entomologisk Tidskrift. XXXIII. Stockholm 1912. p. 73.) p. 102.

- WAHLGREN, E., Det öländska alvarets djurvärld. I, II. (Arkiv för Zoologi. Band 9. N:o 19. 1915. Band 11. N:o 1. 1917.)
- WALLENGREN, H. D. J., Skandinaviska vecklarefjärilar. (Entomologisk Tidskrift. XI. Stockholm 1890. p. 145.) p. 180.
- WARMING, E., Smaa biologiske og morfologiske bidrag. 13. Knolddannelser paa rødderne af *Elymus arenarius*. (Botanisk Tidsskrift. Tredje Række. II. København 1877—79. p. 93.)
- , —, Om Plantesygdomme fremkaldte ved Rundorme. (Tidsskrift for populære Fremstillinger af Naturvidenskaben. 26. Bind. København 1879. p. 450.)
- , —, Dansk Plantevækst. 2. Klitterne. Første Halvbind. København og Kristiania 1907. p. 65.
- WESTERLUND, C. A., Bidrag till kännedomen af Sveriges Atriplices. Akademisk afhandling. Lund 1861.
- WIBECK, E., Förslag till gemensamt upplysningsarbete rörande Sveriges skogsträd och deras sjukdomar. (Skogsvårdsföreningens Tidskrift. 1907. p. 193.)
- WUORENTAUS, Y., *Mecinus collaris* Germ. Tvärminnessä. (Meddelanden af Societas pro fauna et flora fennica. XII. 1914—1915. Helsingfors. p. 3.)
- ZETTERSTEDT, J. W., Diptera Scandinaviæ disposita et descripta. Vol. I—XIV. Lundæ 1842—1860.





# DAS GEOTROPISCHE VERHALTEN DER SEITENSPROSSE

ZUGLEICH EIN BEITRAG ZUM EPINASTIEPROBLEM  
UND ZUR KAUSALEN MORPHOLOGIE

VON

HENRIK LUNDEGÄRDH

---

MIT 16 TEXTFIGUREN



LUND  
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG  
OTTO HARRASSOWITZ

Der K. Physiographischen Gesellschaft am 12. Dezember 1917 vorgelegt.

LUND 1918  
HÅKAN OHLSSONS BUCHDRUCKEREI

## Einleitung.

Nachdem KNIGHT durch seine berühmten Versuche den Nachweis geliefert hatte, dass die Hauptsprosse sich in die Richtung der Schwerkraft einstellen, glaubte er auch das Verhalten der Seitensprosse durch Schwerkraftwirkung erklären zu können. Auch sie versuchen es, nahm er an, die aufrechte Lage einzunehmen, wegen ihres trägeren Wachstums und ihrer eigenen Schwere erreichen sie aber nicht diese Lage, sondern bleiben forthin in schräger Richtung orientiert. Ganz unbestimmte Vorstellungen über die Ursachen der Plagiotropie hegten noch HOFMEISTER (1867) und SACHS in seiner »Experimentalphysiologie« (1865). Da die HOFMEISTER'sche Theorie des Geotropismus schon längst verlassen ist, brauche ich nicht näher auf seine Auffassung der Sprossplagiotropie einzugehen. Ich begnüge mich mit folgendem Zitat aus SACHS, »Experimentalphysiologie« (1865 S. 96 f.): »Da nun die verschiedenen alten Stellen eines wachsenden Organs durch die Schwerkraft bald abwärts, bald aufwärts gekrümmt werden, da diese Stellen ihren Ort vermöge der Entwicklung beständig wechseln, da bald die eine bald die andere Fähigkeit überwiegt oder durch Nebenumstände unterstützt und gehindert wird, so muss sich aus diesen doch immer sehr einfachen Einrichtungen eine grosse Mannigfaltigkeit der Richtungen, Biegungen und Stellungen der Organe ergeben«. Man ersieht aus diesem Zitat, sowie aus der Auffassung KNIGHTS, dass die Vorstellung nahe lag, die Schrägstellung der Seitensprosse (und Nebenwurzeln) als eine aus zwei opponierten Kräften resultierende Lage anzunehmen, eine Vorstellung, die sich bewahrheitet hat.

Die Ausführungen der erwähnten Forscher wurden durch keine Experimente gestützt. Erst FRANK (1870) hat die »natürliche wagerechte Richtung« einer ganzen Reihe von verschiedenen Organen untersucht. Seine Ergebnisse leiteten ihn zur Aufstellung des Begriffs »Transversalgeotropismus«, aus dem sich in der Folgezeit der weitere Begriff »Plagiogeotropismus« entlarvt hat.

FRANK fixierte noch wachsende, mit dem Stock verbundene Triebe verschiedener Bäume und Sträucher in aufrechte oder abwärts geneigte Lage. Nach einiger Zeit hatten sich die ersten herabgekrümmt, die letzteren hinaufgekrümmt; in beiden Fällen hörte die Bewegung mit dem Erreichen der Horizontallage auf. An ganz

umgewendeten Zweigen wurde manchmal eine Torsion statt einer Krümmung beobachtet, so dass der Spross in seine ursprüngliche Lage wiederkehrte. FRANKS Versuche wurden dreissig Jahre später von BARANETZKY (1901) wiederholt. Er kam aber zu teilweise abweichenden Ergebnissen und glaubt nicht an den Transversalgeotropismus.

Auch DE VRIES (1871) wendete sich gegen FRANKS Annahme einer besonderen Form des Geotropismus. Schon FRANK hatte die »Inkurvations« der jungen Triebe von Ulme, Linde und anderen Bäumen beobachtet. DE VRIES fand nun dergleichen Einkrümmungen auch an älteren, noch wachsenden Trieben, wenn sie vertikal gestellt werden, und bediente sich, um diese Tatsache zu bezeichnen, der heute eingebürgerten Benennungen »Epinastie« und »Hyponastie«. Die natürliche Lage der Seitentriebe wird nun durch DE VRIES als eine resultierende Stellung zwischen negativem Geotropismus und Epinastie aufgefasst. Auch die eigene Schwere der Triebe soll ein dem negativen Geotropismus gegenwirkender Faktor sein.

BARANETZKY, der die DE VRIESschen Ergebnisse einer Kritik unterzieht, hat im Jahre 1901 eine Untersuchung veröffentlicht, die die eingehendste und sorgfältigste ist von den freilich sehr wenigen Arbeiten über unseren Gegenstand. Auch BARANETZKY zweifelt an den FRANK'schen Transversalgeotropismus. Wie DE VRIES behauptet er einen negativen Geotropismus der Seitentriebe, und die Belege für diese Auffassung sind tatsächlich sehr beweisend. BARANETZKY hat nämlich die wichtige Entdeckung gemacht, dass Triebe, die längere Zeit am Klinostat rotiert wurden, echt negativ geotropische Krümmungen ausführen, wenn sie horizontal gelegt werden. Weniger glücklich ist aber seine Annahme vom Autotropismus als denjenigen Faktor, der die Aufkrümmung hemmen soll, so dass doch schliesslich eine plagiotrope Lage resultiert. Die von BARANETZKY beobachtete »Gegenkrümmung« dürfte, wie wir sehen werden, wenigstens in vielen Fällen etwas ganz anderes sein als die VÖCHTING'sche Rektipetalität.

BARANETZKY wendet sich gegen DE VRIES' nicht näher motivierte Auffassung der Epinastie als eine ererbte (autonome) Eigenschaft. Nach ihm lässt sich alles, was von DE VRIES mit dem Namen Epinastie belegt wurde, als geotropische Gegenkrümmungen, also im Lauf der ontogenetischen Entwicklung erworbene Eigenschaften auffassen. Jedesmal, wenn ein Trieb sich in geneigter Lage entwickelt, erhält er nach BARANETZKY das Bestreben, stärker auf seiner physikalischen Oberseite zu wachsen. Auch Haupttriebe sollen sich in dieser Weise verhalten und BARANETZKY (1901 S. 168) erwähnt, wie der Gipfelspross der Rosskastanie, wenn er horizontal gelegt wird, sich nur soweit aufzukrümmen vermag, dass die Spitze einen Winkel von etwa  $50^{\circ}$ - $60^{\circ}$  mit dem Horizonte bildet, und dieser Winkel geht während des Streckungswachstums sogar auf  $30^{\circ}$ - $40^{\circ}$  zurück. Die plagiotrope Lage ist in diesen, wie in übrigen Fällen, nach BARANETZKY'S Auffassung der Resultant zwischen negativem Geotropismus, der den Spross vertikal aufrichten will, und der Gegenkrümmung, die die geotropische Krümmung wieder teilweise ausgleicht.

Diese »Gegenkrümmung« wird, wie gesagt, von BARANETZKY mit dem Autotropismus indentifiziert. Nun versteht man wohl in allgemeinen unter Autotropismus eine durch einen vorhergehenden Reaktionszustand verursachte Bewegung, durch welche die Reaktion ausgeglichen wird. Der autotropische Ausgleich beginnt freilich, wie SIMON (1912), TRÖNDLE (1913) u. a. gezeigt haben, schon während des Fortgangs der Primärkrümmung, so dass sich der Krümmungsbogen abflacht. So lange die perzipierenden Teile in Reizlage sind, schreitet aber die Primärbewegung, wenigstens in den jüngeren Zonen, fort, bis die vertikale Ruhelage erreicht ist. Ob der Fall wirklich vorkomme, dass die autotropische Gegenreaktion stärker als die geotropische Primärreaktion einsetzte, ob also die Abflachung stärker als die Krümmung sein kann, das wissen wir nicht. Und es wäre jedenfalls unrichtig, eine so starke Gegenreaktion mit der überaus sanft und allmählich einsetzenden Ausgleichbewegung, die gekrümmte Wurzeln und Sprosse auf dem Klinostat aufweisen, zu vermengen. Nun kann man aber nicht ohne weiteres entscheiden, ob eine Gegenreaktion nur den vorhandenen *Reaktionszustand* zur Ursache hat oder ob sie durch denselben *äusseren* Reiz induziert wurde wie die Primärreaktion. Auf diese letztere theoretisch naheliegende Möglichkeit scheint BARANETZKY nicht gedacht zu haben. Dieses ist um so merkwürdiger als er in seiner erwähnten Abhandlung mehrmals bemerkt, dass bei fortdauernder Einwirkung der Schwerkraft das Streben zur Gegenwirkung immer stärker werden kann, um schliesslich den Geotropismus zu überwinden und die Verminderung der geotropischen Krümmung herbeizuführen (vgl. z. B. a. a. O. 1901 S. 179). Seine ganze Auffassung der Sprossplagiotropie deckt sich faktisch am besten mit der Annahme, dass die Gegenkrümmung nicht die geotropische Reaktion zur Ursache hat sondern durch die Schwerkraft selbständig induziert wird. Zum exakten Beweis, dass es sich so verhält, reichen freilich seine Versuche nicht aus, was ja nicht wundernehmen kann, da ihnen keine präzise Fragestellung zu Grunde lag.

WIESNER (1902) schliesst sich insofern DE VRIES und BARANETZKY an, dass er allen Seitensprossen negativen Geotropismus zuschreibt. Die Angaben DE VRIES werden berichtigt, was die Hyponastie anbetrifft. Dieser Forscher hatte nämlich gewissen Trieben (z. B. von Ulme und Hasel) Hyponastie zugeschrieben. Nach WIESNER kommt für die Richtung der Zweige wohl Epinastie, niemals aber Hypo-nastie in Betracht (a. a. O. 1902 S. 778). [Ich kann diese Befunde betreffs Ulme und Hasel bestätigen (LUNDEGÅRDH 1916 b, S. 7 f.). Abweichend verhalten sich dagegen die *Pinus*-Triebe (a. a. O. S. 11 f.).] Ferner hat WIESNER beobachtet, dass es im Gegensatz zu DE VRIES' Auffassung auch »erworbene« Epinastie gibt, freilich ohne näher auf die Entstehung derselben einzugehen. Die Epinastie soll auch in vielen Fällen variabel sein und aus diesem Verhalten sucht WIESNER die verschiedenen Grenzwinkel der Zweige an demselben Individuum sowie die Auf-richtung von Seitentrieben nach Verletzen des Haupttriebes usw. zu erklären.

Die Analyse des geotropischen Verhaltens der Seitentriebe hat grosse Bedeutung für das Studium der Architektonik der Pflanzen, namentlich der Bäume. Ich habe

in meinen »Physiologischen Studien über die Baumarchitektonik« (1916 b) einige Versuche über die Ursachen angestellt, die die Orientierung der jungen Seitentriebe bedingen. Meine diesbezüglichen Erfahrungen waren aber damals zu gering, um etwas wesentlich Neues herauszubringen. Ich habe mich auf den Boden der herrschenden Auffassung einer »plagiogeotropischen« Sensibilität gestellt und die plagiotope Orientierung als aus Epinastie, Plagiogeotropismus und Autotropismus resultierend dargestellt. Die Epinastie fasste ich als autonom (wenigstens bei der Buche, a. a. O. S. 9) oder durch die Schwerkraft induziert auf (bei der Fichte).

Erst nach meinen Studien über die Plagiotropie der Nebenwurzeln (1917 a u. b) habe ich das Problem der Seitensprossplagiotropie in Angriff genommen, zunächst um zu sehen, ob analoge Ursachen die Richtung der Nebenwurzeln und Seitensprosse bestimmen. Es hat sich gezeigt, dass dies nicht ganz der Fall ist. Gleichwohl werden wir bei den Sprossen alle bei den Nebenwurzeln aufgefundenen Reizvorgänge wiederfinden, obwohl sie in anderer Weise zusammenwirken.

Wenn man eine exakte Analyse eines Vorgangs versuchen will, so muss man sein Material beschränken. Die Zahl der plagiotropen Organe ist ausserordentlich gross und es ist ja wenig wahrscheinlich, dass die Ursachen der Plagiotropie überall ganz dieselben sind. Die Blätter dürften sich in besonderer Weise verhalten, desgleichen unterirdische Ausläufer. Bei einigen Organen, z. B. *Hedera*, *Tropaeolum* (SACHS 1878), kommt die Plagiotropie durch Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus zustande. Besondere Untersuchung verlangen ferner die Lebermoosthalli (SACHS, DACHNOWSKI 1907), die Polyporeen u. a. Pilze, die Algen usw.

Aber schon wenn man nur die plagiotropen Sprosse höherer Pflanzen ins Auge nimmt, so ist das Material nicht homogen. Holzarten und Kräuter unterscheiden sich in ökologischer Hinsicht voneinander und auch vielfach unter sich, so dass man wohl ein differentes reizphysiologisches Verhalten vermuten kann. Wir kommen auf diese Sachen im zweiten Abschnitt zurück.

Als hauptsächliches Material habe ich zwei durch Stecklinge vermehrte Rassen von *Coleus hybridus* benutzt. Im Frühling und Herbst habe ich in einem kleinen durch einen Gasventilationssofen geheizten Gewächshaus des pflanzenphysiologischen Instituts gearbeitet. Im Sommer setzte ich meine Untersuchungen an der ökologischen Station auf Hallands Väderö fort. Hier wurden auch die Versuche mit Holzpflanzen gemacht. Ferner habe ich mit einer *Fuchsia*-Art und *Lamium purpureum* ergänzungsweise gearbeitet.

Bei meinen Untersuchungen über die Nebenwurzeln habe ich mich einer automatischen photographischen Registrierungsmethode bedient. Für die vorliegenden Studien kam diese Methode ebenfalls in ausgedehntem Grad zu Verwendung. Alle Angaben beziehen sich daher auf exakte photographische Protokolle. Da die Bewegungen der Sprosse durchgehends langsamer als die Bewegungen der Wurzeln gehen, so müssten die Registrierungsintervalle entsprechend länger gewählt werden, von 1 bis 24 Stunden. Zu diesem Zweck waren die Kontaktuhre mit Einrichtungen für Exposition und Filmwechsel in langen Intervallen eingerichtet. Da ferner die

Pflanzen dauernde Dunkelheit nicht ertragen, müsste durch eine kombinierte Verschluss- und Beleuchtungseinrichtung dafür gesorgt werden, dass die Aufnahmen entweder bei Tageslicht oder (in der Nacht) bei elektrischem Licht stattfanden. Ich habe drei Kontraktuhre und vier Registrierungsapparate zu meiner Verfügung gehabt.

Für Registrierung am Klinostat habe ich mich dem in 1917 a beschriebenen Zusatzstück zum Pfefferschen Klinostaten bedient. Für die Versuche mit intermittierender Reizung in bestimmten Lagen war der Topfhalter an einem Charnier befestigt, die es ermöglichte, den Spross in allen Richtungen zu orientieren. Damit die Erde bei solchen Versuche nicht aus dem Topf fallen sollte, wurde sie mit Gase überbunden.

Die *Coleus*-Seitensprosse und Sprosse von *Fuchsia* u. a. sind positiv heliotropisch. Die Töpfe müssten daher so aufgestellt und gedreht werden, dass die hierdurch verursachten Krümmungen eliminiert wurden, was auf keine besondere Schwierigkeiten gestossen hat.

Die Sprosse sind dekussiert beblättert. Die Blätter, die für die Registrierung hinderlich waren (meistens wurde auf hellen Hintergrund registriert), wurden entfernt, jedoch nur in möglichst geringer Ausdehnung. Zumeist wurde auch nicht das ganze Blatt, sondern nur die halbe Spreite entfernt. In welchem Grade das Entfernen oder Verletzen der Blätter auf die tropistischen Reaktionen nachteilig wirkt, habe ich nicht untersucht. Ganz ohne Einfluss dürfte der Eingriff nicht gewesen (vgl. KAISER 1905, STARK 1917), wesentliche Störungen kamen aber jedenfalls nicht vor. Viel lästiger ist die Selbstamputation der Blätter bei Pflanzen, mit denen man viel experimentiert (namentlich lange auf dem Klinostat gedreht) hat. Solche nackte, nur an der Gipfel mit ein paar Blätter versehene Sprosse reagieren immer schlecht. Man muss deshalb ein ziemlich reiches Material zur Verfügung haben und *Coleus* eignet sich wegen seines einzigartigen Vermehrungsvermögens gut zu physiologischen Versuchen (ich habe schon 1912 mit denselben Rassen gearbeitet).

Die Stecklingspflanzen wurden bei einer Höhe von 15—20 Zm. entgipfelt und überflüssige Achselknospen entfernt, damit die Seitensprosse um so besser wachsen sollten.

Ich habe bei der Analyse der Plagiotropie möglichst quantitativ zu arbeiten gesucht, was allerdings eben bei den Sprossen mit grossen Schwierigkeiten verbunden ist. Jeder einzelne Versuch kann Wochen und Monate dauern und man kann doch nur sehr wenige Exemplare gleichzeitig benutzen. Sichere Zahlenwerte wären nicht ohne grosse Anstalten zu erreichen. Die individuelle Variation wird aber bedeutend eingeschränkt durch die Stecklingsmethode. Ferner hat man ja beim Experimentieren die Kompensationsmethode zuzugehen.

---

## Erster Abschnitt. Untersuchungen über *Coleus*.

### KAP. I. Der negative Geotropismus der Sprosse.

Wie eingangs erwähnt, stehen einander zwei Ansichten schroff gegenüber hinsichtlich des geotropischen Verhaltens der Seitensprosse. Einerseits nimmt FRANK (1870) Plagiogeotropismus an, anderseits suchen DE VRIES, (1871), BARANETZKY (1901) und WIESNER (1902) negativen Geotropismus zu beweisen. Um die Darstellung nicht zu schwer zu machen, gehe ich hier nicht näher auf die Versuche der erwähnten Forscher ein, da sie an Holzarten gemacht wurden und deshalb weder unter sich noch im Vergleich mit den *Coleus*-Sprossen eindeutig sind. Erst im zweiten Abschnitt werde ich diese Sachen besprechen.

Nach FRANKS Auffassung ist die plagiotrope Lage die *Ruhelage* der Sprosse. Eine Ablenkung nach oben und nach unten hat nach ihm eine geotropische Reizung zur Folge, im ersten Fall senkt sich der Spross, im letzten Fall hebt er sich, bis die Ruhelage wieder erreicht ist. Ein echter Plagiogeotropismus (dessen Existenz jedoch für keinen Fall bewiesen ist) wird am einfachsten nach CZAPEKS (1898 S. 242) Vorgang als nur graduell different vom Ortogeotropismus vorgestellt. Die »reizbare Struktur« sollte also hier schräg oder senkrecht zur Längsrichtung des Organs orientiert sein (NOLL 1892 S. 282) oder die Protoplasten sollten auf einen »Seitendruck gleich Null gestimmt« sein (CZAPEK a. a. O.).

Wären nun die Seitentriebe mit einer solchen echten plagiogeotropischen Sensibilität begabt, so müssten sie — wie die ortotropen Organe — eine labile Ruhelage in der Inversstellung haben. *Coleus*-sprosse, in den Inverswinkel gebracht, bleiben aber zunächst nicht still, sondern beginnen gleich eine Konkavkrümmung<sup>1</sup>, die erst dann aufhört, wenn die Sprossspitze wieder die Normallage erreicht hat. In Fig. 1 ist ein solcher Versuch photographiert. Von den beiden apikalen Sprossen hat sich der obere, mit der Spitze in Inverslage gestellte, gleich stark gekrümmt wie der untere. Er passiert also die Vertikallage. In Fig. 1 war die Normallage noch nicht ganz erreicht. Die Zurückkrümmung aus der Inverslage tritt ein nicht

---

<sup>1</sup> Konkavkrümmung = Krümmung nach der morphologischen Oberseite.



nur wenn die ganze Pflanze umgelegt wird, sondern auch falls der Spross umgebogen wird. In Fig. 2 ist ein solcher Versuch abgebildet. In diesem Fall blieb die Sprossspitze in einer schwach geneigten Lage jenseits der Vertikallage.



Fig. 1.

Diese Versuche, die mit gleichem Ergebnis wiederholt werden, lehren, dass die Inverslage keine labile Ruhelage ist. Dass das Verhalten der Sprosse nur auf echt plagiotroper Sensibilität beruhe, ist also ausgeschlossen. — Wie soll man nun untersuchen, ob die Sprosse negativ geotropisch sind?

Ein positiv geotropisches, parallelotropes Organ hat seine stabile Ruhelage in der aufrechten Vertikallage und seine labile Ruhelage in senkrecht abwärts schauender Lage. Seitensprosse, in  $+90^\circ$  oder  $-90^\circ$  gestellt, erleiden aber bald Krümmungen. Von der Intensität der Krümmung in  $+90^\circ$  gibt der in Fig. 3 dargestellte Versuch eine Vorstellung. Zwei opponierte Seitensprosse mit  $45^\circ$  Neigungswinkel wurden durch Verneigen der Pflanze, der eine in  $0^\circ$ , der andere in  $+90^\circ$  gestellt. Beide krümmen sich, wie man sieht, annähernd gleich schnell und intensiv.

In  $-90^\circ$  (inverser Vertikallage) scheint das Krümmungsvermögen bedeutend gehemmt zu sein. Die in dieser Lage auftretenden Krümmungen treten bei weitem nicht so prompt ein wie in  $+90^\circ$ . Was die Richtung der in  $-90^\circ$  auftretenden Krümmungen anbetrifft, so ist sie schwankend (vgl. Kap. IV). In  $+90^\circ$  entsteht ausnahmslos Konvexkrümmung, und die Bewegung hört mit dem Erreichen der Normallage auf (siehe Fig. 3). Auch die in  $-90^\circ$  gestellten Sprosse erreichen schliesslich die Normallage, jedoch zumeist nur nach komplizierten Bewegungen, die ich später schildern werde.

Aus dem Gesagten erhellt, dass es nicht möglich ist, das etwaige Vorhandensein einer negativ geotropischen Sensibilität an normalgewachsenen Pflanzen zu prüfen. Eine bestimmte labile Gleichgewichtslage (entsprechend der Inverslage parallelotroper Organe) kommt ihnen nicht zu. In allen Winkeln von der Normallage über den zweiten Quadranten bis etwa  $225^\circ$ — $270^\circ$  treten Konvexkrüm-

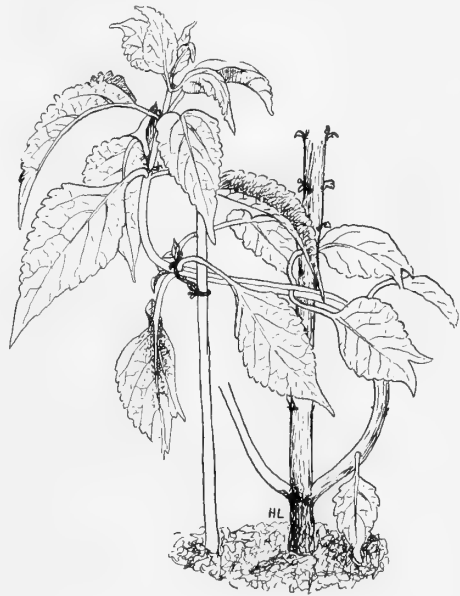


Fig. 2.

mungen ein, in allen Winkeln unter der Normallage bis etwa  $-80^\circ$  bis  $-85^\circ$  entstehen Konkavkrümmungen. Die normalgewachsenen Sprosse verhalten sich also bei Ablenkungen aus der Normallage etwa so wie normalgewachsene geotropische Blätter (KNIPE 1910).

DE VRIES (1871) und WIESNER (1902) haben nur mit normalgewachsenen Sprossen experimentiert. Die Untersuchungsmethode DE VRIES' bestand darin, die abgeschnittenen Zweige (oder Zweigenden) im Dunkeln in  $+0^\circ$ -Lage und  $\pm 180^\circ$ -Lage zu plazieren. Die in diesen beiden Lagen auftretenden Krümmungen wurden durch Angabe des Radius gemessen. Krümmte sich der Spross in der Horizontal-Inverslage stärker nach aufwärts als in der normalen Horizontallage, schrieb ihm

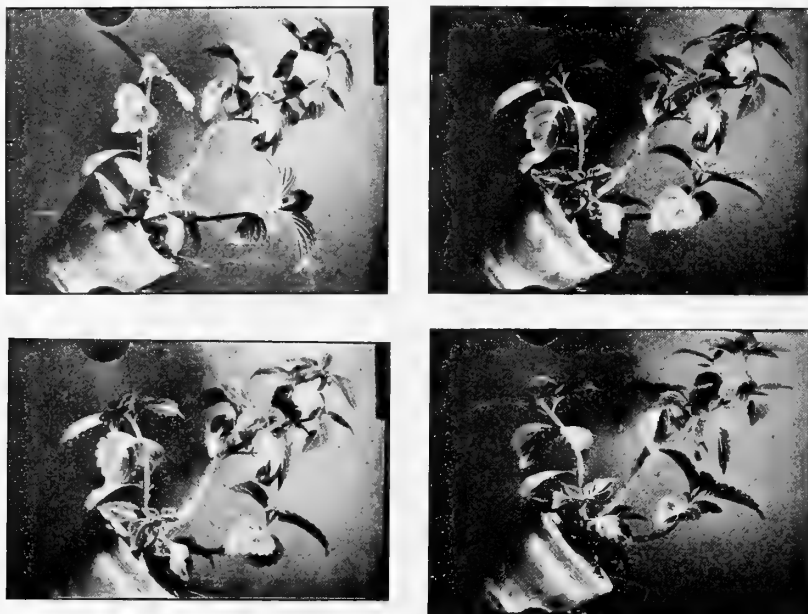


Fig. 3.

DE VRIES Epinastie zu. Die Aufwärtskrümmung in der  $0^\circ$ -Lage scheint ihm durch die Annahme am einfachsten erklärt werden, dass die Sprosse negativ geotropisch sind (S. 269), obwohl der negative Geotropismus durch die Epinastie geschwächt wird; in der umgekehrten Lage wirken Geotropismus und Epinastie in dieselbe Richtung, deshalb wird die Krümmung hier stärker. Auch in der  $+90^\circ$ -Lage und in der Flankenstellung treten epinastische Krümmungen auf (S. 270).

Bei kritischer Betrachtung der Versuche sieht man wohl, dass DE VRIES die Existenz der »Epinastie« bewiesen hat. Ferner lehren die Versuche unzweideutig, dass geotropische Vorgänge mit im Spiel sind. Dass diese Vorgänge auf Orthogeotropismus, nicht auf »Plagiogeotropismus« beruhen, das beweisen die Versuche dagegen keineswegs. DE VRIES hat nämlich nicht versucht, die geotropische Reaktion zu isolieren; die Epinastie gilt für ihn als erblich fixiert und unbeeinflussbar, deshalb kann er nichts über die wahre geotropische Ruhelage wissen.

Auch bei WIESNER (1902) vermisst man einen wirklichen Beweis für den behaupteten Ortogeotropismus der plagiotropen Sprosse<sup>1</sup>. WIESNER hat zwar die grosse Variabilität des Grenzwinkels beobachtet, z. B. bei der Ulme, wo verkümmern- und sehr kräftig wachsende Sprosse fast ortotrop wachsen, während bei mittlerer Wachstumsenergie eine mehr horizontale Lage erreicht wird. Er findet auch, dass die aufrechten Triebe nur schwach epinastisch sind, die horizontalen dagegen sehr stark. Durch diesen Nachweis ist aber die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass auch der Geotropismus variabel ist, dass also bei horizontalen Sprossen der plagiogeotrope Grenzwinkel (den sie bei Abwesenheit der Epinastie einnehmen würden) grösser sei als bei steil aufgerichteten Sprossen. Wäre z. B. an horizontalen Trieben der plagiogeotrope Grenzwinkel  $45^\circ$ , so müsste auch dann die Epinastie recht erheblich sein, um die geotropische Krümmung zu verhindern. Obwohl WIESNER die Existenz einer in der Ontogenese erworbenen Epinastie zugibt, hat er nicht den Versuch gemacht, diese Epinastie abklingen zu lassen, um das geotropische Verhalten rein untersuchen zu können.

Dieser Versuch wurde jedoch vor ihm durch BARANETZKY (1901) ausgeführt und zwar, wie es scheint, mit Erfolg. Dieser Forscher hat nämlich die Objekte so lange am Klinostat rotieren lassen, bis die anfangs entstehenden epinastischen Krümmungen ausgeglichen waren und die Triebe gerade wurden. Setzte er sie dann konstanter geotropischer Reizung aus, so krümmten sich die meisten von ihnen so stark geotropisch, dass ihre Spitzen eine beinahe vertikale Stellung annahmen, während die normalgewachsenen Triebe unter ähnlichen Bedingungen sich nur wenig aufwärts richteten (S. 165, *Philadelphus coronarius*). BARANETZKY gibt die, wie mir scheint, unwidersprechliche Erklärung, dass die »Epinastie« auf dem Klinostat allmählich abklingt, so dass sie gegen den negativen Geotropismus nicht mehr wirken kann. Da in dem erwähnten Fall die klinostatierten Seitensprossspitzen  $+90^\circ$ -Lage annahmen, so muss echter Ortotropismus vorgelegen haben.

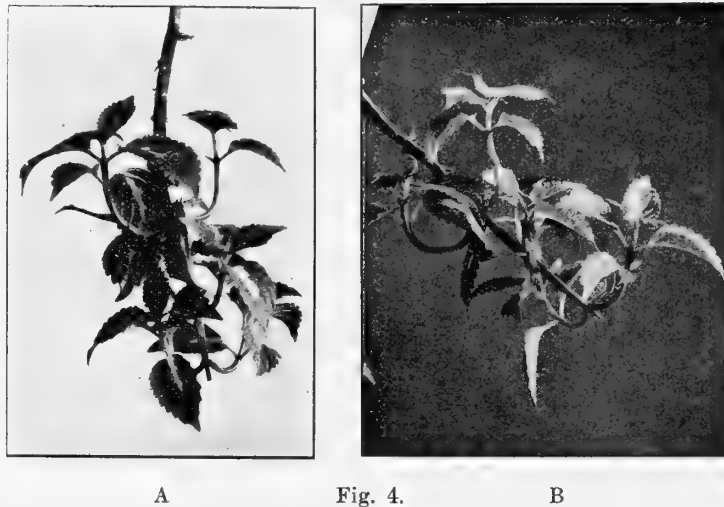
Ich habe nun an *Coleus* diese Angaben BARANETZKYS einer sehr eingehenden experimentellen Prüfung unterzogen. Die Pflanzen wurden wochenlang, ja, in vielen Fällen monatenlang in ununterbrochener Rotation an der horizontalen Klinostatachse gehalten. Ich habe auch den ganzen Entwicklungsgang der Sprosse von kaum sichtbaren Anlagen aus am Klinostat vor sich gehen lassen.

Die auf dem Klinostat auftretenden Bewegungen gehe ich hier vorüber (siehe Kap. III). Nach etwa vierzehn Tagen sind die Triebe in der Regel geradegestreckt. Nur im unteren ausgewachsenen Teil wird die Krümmung noch erhalten, was aber belanglos ist. Werden nun die Pflanzen vom Klinostat abgenommen und mit dem Topf in normale Lage gestellt, so beginnt eine geotropische Aufkrümmung der Triebe, bis sie sich in die Vertikallage eingestellt haben. Die Krümmung beginnt

<sup>1</sup> Es soll bemerkt werden, dass die erwähnten Autoren (nebst BARANETZKY) immer nur vom negativen Geotropismus sprechen. Heutzutage spricht man auch von negativem Plagiotropismus. Aus den Darstellungen geht aber deutlich hervor, dass sie den angeblichen negativen Geotropismus der Seitensprosse mit dem Ortogeotropismus der senkrechten Hauptsprosse identifizieren.

nach der für Hauptsprosse gewöhnlichen Reaktionszeit (etwa einer Stunde) und schreitet in gewöhnlicher Weise fort. In ähnlicher Weise verläuft die Krümmung, wenn die klinostatierten Pflanzen umgekehrt aufgestellt werden oder wenn der Topf eine geneigte Lage erhält: Immer krümmen sich die Triebe so, dass die Spitzen auf dem kürzesten Wege in die Vertikallage kommen. — Ich gehe jetzt zu der näheren Beschreibung einiger Versuche.

*Versuch a 225.* Die Pflanze, die sehr kräftige, annähernd gleiche Gleichgew.  $\Lambda$  bildende Triebe hatte, wurde am Klinostat während 12 Tage rotiert, d. h. bis die Triebenden gerade waren. Die bleibende basale Krümmung war so stark, dass die geradegestreckten Triebteile mit der Hauptachse annähernd parallel waren. Am 8. X 1916, 6 Uhr N. M. wurde der Topf vom Klinostat abgenommen und umgekehrt auf ein Stativ gestellt, so dass die Seitensprossspitzen in  $+90^\circ$ -Lage standen.



Die Beleuchtung war schwach. In drei Tagen war keine bemerkenswerte Änderung eingetreten, die Sprosse verharrten, wie man aus der am 11. X aufgenommenen Photographie (Fig. 4 A) sieht, in der Vertikallage und die Sprossenden streckten sich ganz gerade.

Die Hauptachse wurde dann in  $45^\circ$  Neigung gestellt. Nach 5 Stunden war eine beginnende Aufkrümmung sämtlicher Sprosse zu beobachten. Diese Krümmung schritt fort, so dass am folgenden Tag (12. X) die Sprosse wieder vertikal standen (Fig. 4 B). Dieser Zustand blieb während zwei Tage erhalten.

Am 14. X, 2 Uhr N. M. wurde die Hauptachse in eine solche Lage versetzt, dass die Seitensprossenden etwa in Horizontallage standen. Am folgenden Tage hatten sie sich wieder in  $+90^\circ$ -Lage aufgekrümmt, und diese Lage hielt sich wiederum einige Tage anscheinend konstant.

*Versuch b 1.* Eine entgipfelte Pflanze mit winzigen Seitensprossanlagen am Klinostat vom 4 April bis 19 Mai. Dann so im Dunkeln gestellt, dass ein Spross in  $+82^\circ$ , ein anderer in  $-46^\circ$  stand. Stündliche Registrierung.

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
A	82°	—	78°	78°	80°	80°	80°	80°	79°	81°	81°	81°	83°
C	— 76°	—	— 40°	— 38°	— 34°	— 30°	— 26°	— 22°	— 18°	— 14°	— 10°	— 6°	— 2°
	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25 St.
A	82°	83°	80°	81°	80°	83°	80°	80°	80°	81°	80°	80°	81°
C	+ 2°	+ 6°	+ 12°	+ 16°	+ 24°	+ 28°	+ 36°	+ 46°	+ 44°	+ 47°	+ 44°	+ 44°	—

Der aufrechte Spross (A) blieb also ungekrümmt, der andere (B) krümmte sich langsam nach aufwärts. Dass er nicht die Vertikallage erreichte, beruht wohl auf den nicht besonders günstigen Wachstumsbedingungen (dauernder Dunkelheit). Nachdem die Pflanze zwecks des Studiums des Autotropismus zwei Tage auf Klinostat rotiert hatte (siehe S. 17), wurde sie mit dem Hauptspross horizontell gelegt. Die entstehenden geotropischen Aufkrümmungen sind in folgender kleinen Tabelle angegeben.

	A	B	C	D
Vor der Reizung .....	+ 54°	+ 52°	+ 3°	0°
Zwei Tage nachher .....	+ 90°	+ 64°	+ 90°	+ 60°

Die basalen Sprosse A und C (vgl. oben!) haben sich völlig aufgerichtet, die apikalen nicht. Jetzt wurde aber die Pflanze in Normallage der Hauptachse gestellt.

	A	B	C	D
Vor der Reizung .....	0°	66°	180°	150°
30 Stunden nachher .....	90°	80°	76°	90°

Die Überkrümmung von B und C beruht auf zugleich stattfindender Ausgleichung der vorherigen Krümmung.

*Versuch c 3.* Pflanze sechs Tage auf dem Klinostat. Dann in — 40° im Dunkeln. Registriert. Krümmung nach 7 Stunden + 50°, nach 12 Stunden + 80°.

*Versuch d 9.* Pflanze fünf Tage auf dem Klinostat. Dann in Normallage 24 Stunden.

	a	b	c	d
Normaler Gleichgew. $\wedge$ .....	+ 41°	+ 56°	+ 46°	+ 40°
Geotrop. Aufkrümmung jetzt .....	+ 84°	+ 70°	+ 90°	+ 70°

*Versuch e 27.* Pflanze vier Tage auf dem Klinostat. Zwei Sprosse (von etwa 5 Zm. Länge) in + 86° (A) und — 118° (B) gestellt. Registrierung.

	0	4	8	12	16	44	68	92 St.
A	+ 94°	+ 94°	+ 94°	+ 94°	+ 98°	+ 100°	+ 100°	+ 104°
O	- 118°	- 116°	- 111°	- 112°	- 108°	- 48°	+ 40°	+ 85°

Die mitgeteilte Versuche dürften ausreichen, um zu beweisen,

1. dass in allen Neigungslagen eine geotropische Krümmung induziert wird,
2. dass aber in + 90° keine Induktion stattfindet,
3. dass die Seitensprosse folglich ortogeotrop reagieren.

Die Befunde werden durch folgenden Versuch bestätigt.

*Versuch f. 89.* Pflanze zehn Tage auf dem Klinostat. Dann intermittierend in + 0° 20 Min und + 120°  $\frac{20}{\sin 30^\circ}$  Min. Der wordere, gerade Spross teil zeigt folgende unbedeutende Nutationen.

0	1	2	3	4	5	6	7	8	Stunden
2°	4°	4°	2°	0°	0°	- 2°	- 3°	- 4°	

Das Sinusgesetz gilt also offenbar für die Seitensprosse. Weitere Versuche in dieser Richtung habe ich jedoch nicht angestellt. Dass der Spross im Versuch 89 völlig reaktionsfähig war, geht daraus hervor, dass er, später in Reizlage gebracht, eine normale positiv geotropische Aufkrümmung ausführte (vgl. S. 19 Versuch 91).

## KAP. II.

### Der positive Geotropismus. Seine Präsentationszeit. Der autotropische Ausgleich der negativen und positiven Reaktion.

Die normalgewachsenen Sprosse verhalten sich, wie schon im vorigen Kapitel erzählt, in anderer Weise als die längere Zeit am Klinostat rotierten, wenn sie aus der Gleichgewichtslage versetzt werden. Bemerkenswert ist namentlich das Verhalten in  $+90^\circ$ , indem die normalgewachsenen Sprosse hier eine rasche Konvexkrümmung beginnen. Wenn ferner die Sprosse in die Winkeln zwischen  $+90^\circ$  und etwa  $+270^\circ$  plaziert werden, krümmen sie sich so intensiv nach aufwärts, dass die Vertikallage ( $+90^\circ$ ) überschritten wird und die Bewegung erst ungefähr in dem früheren Gleichgew.  $\wedge$  aufhört. Nach dem Vorgang DE VRIES' (1871) führt man diese Neigung zu Konvexkrümmung auf »Epinastie« zurück, womit »eine stärkere Wachstumsfähigkeit der morphologischen Oberseite« gemeint wird. Ich werde in diesem Kapitel zeigen, dass diese »Epinastie« nichts anderes als positiver Geotropismus ist.

Was zunächst die Benennung Epinastie anbetrifft, so muss, nach der von PFEFFER (1901 S. 83, 1904 S. 356) gegebenen und heute allgemein gebräuchlichen Definition, unter »Nastie« eine durch »diffuse« Reizung hervorgerufene Krümmung verstanden werden. Wenn also bei einseitiger Wirkung der Schwerkraft ein Krümmungsbestreben induziert wird, so kann man nicht von »Nastie«, wohl aber von Tropismus reden. Ich komme auf diese terminologischen Fragen im zweiten Abschnitt zurück.

BARANETZKY (1901) hat sich der richtigen Auffassung der Sprossplagiotropie sehr genähert, wenn er die Konvexkrümmung (»Epinastie«) als induziert auffasst. Gegenüber DE VRIES spricht er von »stärkerer Wachstumsfähigkeit der *physikalischen* Oberseite« des Sprosses. Man kann also durch Umkehren des Sprosses eine Neuinduktion der Epinastie bewirken. BARANETZKY ist jedoch zu keiner klaren Auffassung des Induktionsvorganges vorgedrungen, sondern vermengt, wie schon oben erwähnt, die »Epinastie« mit der autotropischen Gegenreaktion. Er unterscheidet nicht streng zwischen der durch die primäre *Reaktion* ausgelösten Wachstumsbeschleunigung der Oberseite und der durch Schwerkraftinduktion bewirkten

physiologischen Dorsiventralität (schon PFEFFER hat seine Auffassung in dieser Hinsicht berichtigt; 1904 S. 684). Man kann deshalb nicht sagen, dass BARANETZKY den positiven Geotropismus der Sprosse bewiesen hat, obwohl seine meisten Befunde mit der Annahme einer solchen unschwer erklärt werden.

Um die Reizbewegungen eines Organs studieren zu können, muss man zuerst dafür sorgen, dass er sich in möglichst reiz- und reaktionslosem Zustand befindet. Meine Studien über die Nebenwurzeln (1917) haben die Unerlässlichkeit dieser Forderung bewiesen.

Wäre nun die Konvexkrümmung wirklich *geonastisch*, so würde sie am Klinostat niemals zurückgehen, denn die diffuse Schwerkraftreizung ist ja nicht zu umgehen. Nun wird sie aber am Klinostat ausgeglichen, freilich sehr langsam. Die Krümmung hat nach einem bis einigen Tagen ihr Maximum erreicht, der Ausgleich dauert aber mindestens zehn Tage. Die physiologische Dorsiventralität, auf welche die Konvexkrümmung beruht, ist also sehr wahrscheinlich induziert und klingt ab, wenn der Reiz nicht länger wirkt. Dass der Krümmungsvorgang völlig unabhängig ist von der Schwerkraftrichtung, wird durch meine zahlreichen Versuche mit gewöhnlichem und intermittierendem Klinostat und durch die vorher erwähnten Versuche in  $+90^\circ$  bis  $+270^\circ$  bewiesen. Sowohl bei kontinuierlicher Drehung als bei gleicher intermittierender Reizung in den Flankenlagen, oder in  $+90^\circ$  und  $-90^\circ$ , oder in Normallage und  $180^\circ$  Normallage, oder bei intermittierender Reizung in zwei oder vier oder sechs beliebig gewählten Lagen tritt die Konvexkrümmung normalgewachsener Sprosse mit untrüglicher Sicherheit auf. Sie kann folglich nicht auf »verschiedener Sensibilität auf verschiedenen Seiten« der Sprosse beruhen und wird also etwa nicht erst auf dem Klinostat erzeugt, ist folglich nicht geonastisch. Sie muss als eine Nachwirkung angesehen werden.

Dass an den längere Zeit klinostatierten Sprossen wirklich die Reizvorgänge abgeklungen sind, ersieht man aus den im vorigen Kapitel beschriebenen Versuchen. Ich werde jetzt Versuche vorführen, die die Induktion der positiv geotropischen Reaktion beweisen. Wenn man aber die klinostatierten Sprosse in geotropische Reizlage bringt, entsteht zunächst eine negativ geotropische Reaktion, weil diese eine sehr viel kürzere Präsentationszeit als die positive Reaktion hat. Um nun die positive Reaktion bei ihrem Auftreten von dem autotropischen Ausgleich der negativen Reaktion unterscheiden zu können, müssen wir zuerst diesen Ausgleichsvorgang studieren.

Zu diesem Zweck wurden die Pflanzen (ich spreche hier von solchen, die vorher mindestens zehn Tage klinostatiert waren) nach der Induktion der negativen Reaktion auf den Flankenklinostat (ich verstehe unter diesen Namen einen in die zwei Horizontallagen intermittierenden Klinostat<sup>1</sup>) gebracht und hier registriert. Unter dem Topfhalter war ein Spiegel in  $45^\circ$  Neigung aufgestellt, so dass die Bewegungen der in Horizontallage intermittierenden Sprosse

<sup>1</sup> Das Objekt harnte  $\frac{1}{2}$  Stunde in jeder Lage.



durch den auf einem Stativ aufgestellten Registrierungsapparat aufgenommen wurden. Über dem Objekt befand sich ein horizontell ausgespanntes Seidepapier und einige Dezimeter über dem Papier eine Glühlampe. Die Sprosse zeichneten sich also dunkel auf hellen Grund.

Um überhaupt eine negative Reaktion zu bekommen, muss man selbstverständlich wenigstens während Präsentationszeitdauer reizen. Die Präsentationszeit schwankt innerhalb ziemlich weiter Grenzen mit Temperatur, Licht, Feuchtigkeit, Alter der Sprosse, kurz mit dem gesamten Zustand der Pflanzen. Ohne grosse Anstalten wird man die Präsentationszeit nicht genau ermitteln können. Für meine Zwecke brauchte ich nur eine ungefähre Vorstellung von der Präsentationszeit. Sie beträgt in der Regel sicher nicht eine Stunde, (in einem Fall wurde nach 1 St. Exposition eine Krümmung von  $30^\circ$  erzielt) obwohl unter ungünstigen Bedingungen sogar nach 2 Stunden Reizung keine messbare Reaktion auftritt (kurze Sprosse reagieren auch immer schwächer). Die Reaktionszeit beträgt in den meisten Fällen weniger als eine Stunde d. h. die Krümmung war nach einer Stunde deutlich sichtbar. Schon hieraus kann man sehen, dass die Präsentationszeit weniger als eine Stunde beträgt.

In folgenden Versuchen wurde 25, 3 und 2 Stunden gereizt.

*Versuch a 1.* Vorreizung 25 Stunden (siehe S. 13, wo der Krümmungsverlauf vom Spross C angegeben ist). Dann Flankenklinostat. Ausgleichung nach:

	0	7	8	9	10	11	12	13 St.
C	$0^\circ(70^\circ)^1$	$6^\circ$	$6^\circ$	$8^\circ$	$10^\circ$	$8^\circ$	$8^\circ$	$8^\circ(62^\circ)$
D	$0^\circ(75^\circ)$	$8^\circ$	$4^\circ$	$4^\circ$	$4^\circ$	$4^\circ$	$3^\circ$	$6^\circ(69^\circ)$

*Versuch b 87.* Klinostatiert während zehn Tage. Reizung 3 Stunden. Dann Flankenklinostat. Ich teile die Partialbewegung der Sprossspitze mit.

	0	1	3	6	8	14	27 St.
A	$17^\circ(44^\circ)$	$22^\circ$	$24^\circ(68^\circ)$	$28^\circ$	$28^\circ(68^\circ)$	$22^\circ(66^\circ)$	$20^\circ(60^\circ)$
B	$9^\circ$	$16^\circ$	$9^\circ$	—	—	—	$0^\circ$

Anmerkung. Die Sprosse waren vor dem Versuchsanfang nicht geradegestreckt. Die Krümmung von A betrug etwa  $40^\circ$ . Die in der Tabelle verzeichnete Bewegung bestand daher grösstenteils in einem (negativ geotropischen) Ausgleich dieser Krümmung. Die Spitze fuhr aber noch fort, sich zu krümmen, so dass sie nach sechs Stunden etwa  $28^\circ$  Winkel mit dem geraden unteren Sprosstheil bildete. Diese geotropische Krümmung wurde in 17 Stunden sehr unvollständig ausgeglichen (sie betrug  $20^\circ$ ). Am Spross B war die Spitze nach Beendigung der geotropischen Krümmung etwa  $16^\circ$  stärker als der gerade Sprosstheil gekrümmt. Diese Krümmung wurde dagegen in 5 Stunden teilweise, nach 17 Stunden gänzlich ausgeglichen.

<sup>1</sup> Die Zahl in Parenthese bedeutet die Krümmungsstärke.

*Versuch c 86.* Klinostatiert während 9 Tage. Sprosse geradegestreckt. Reizung 2 Stunden, A in  $0^\circ$ , B in etwa  $26^\circ$ . Bewegungen vom Reizbeginn an verfolgt.

	0	2	3	4	5	6	7	9	11	13	16 St.
A	$0^\circ(0^\circ)$	$9^\circ(6^\circ)$	$23^\circ$	$31^\circ(12^\circ)$	$31^\circ$	$30^\circ$	$29^\circ(16^\circ)$	$25^\circ$	$17^\circ$	$15^\circ$	$16^\circ(6^\circ)$
B	$0^\circ(0^\circ)$	$5^\circ(5^\circ)$	$16^\circ$	$23^\circ(14^\circ)$	$26^\circ$	$25^\circ$	$26^\circ(18^\circ)$	$18^\circ$	$14^\circ$	$15^\circ$	$14^\circ(9^\circ)$

Anmerkung. Die in Parenthese gesetzten Ziffern geben die Partialablenkung der Spitze an, also den Winkel, den sie mit dem mittleren Teil des Sprosses bildet. Die unverhüllten Ziffern geben die Totalablenkung der Spitze an. Um die Partialablenkung des mittleren Spross- teiles zu bekommen, braucht man also nur die in Paranthese gesetzten von den unverhüllten Ziffern zu subtrahieren. Man findet dabei, dass der autotropische Ausgleich den ganzen Spross trifft.

*Versuch d. 90.* Klinostatiert während 10 Tage. Sprosse fast geradegestreckt. Reizung 2 Stunden in etwa Horizontallage. Die Bewegungen wurden von der zweiten Stunde vom Reizanfang an verfolgt. Partialablenkung der Spitze:

2	5	16	20	24	36	48	60	70	94	118	130 St.
$6^\circ$	$10^\circ$	$19^\circ$	$16^\circ$	$8^\circ$	$6^\circ$	$5^\circ$	$4^\circ$	$3^\circ$	$2^\circ$	$2^\circ$	$2^\circ$

Anmerkung. Die Registrierung erfolgte in Intervallen von 4 Stunden. Nur unbedeu- tende Nutationen kommen vor.

Die mitgeteilten Versuche geben das übereinstimmende Resultat, dass die autotropische Ausgleichsbewegung einen sehr langsamen Verlauf hat<sup>1</sup>. Und dieses gilt sowohl nach kurzer wie nach langdauernder Reizung. Wir werden im folgenden Kapitel ähnliche Werte für den autotropischen Ausgleich der posi- tiven Krümmung finden.

Dass der Ausgleich sowohl nach kurzer wie nach langdauernder Reizung sehr langsam erfolgt, beweist, dass er nicht auf einer geotropisch induzierten Gegenreaktion beruht. Im Versuch a 1 fand sogar nach 25 stündiger Reizung kein beschleunigter Ausgleich statt. Die positiv geotropische Reaktion hat also wahr- scheinlich eine längere Präsentationszeit als 25 Stunden. Um einen unge- fähren Begriff von dieser Grösse zu bekommen habe ich klinostatierte Sprosse für längere Zeit in geotropische Reizlage gestellt und sie nachher wieder auf den Kli- nostat gebracht. Sie fingen selbstverständlich während der Reizung gleich eine negativ geotropische Bewegung an. Eine allmählich induzierte positive Reaktion müsste sich also auf dem Klinostat zuerst als einen beschleunigten Ausgleich der positiven Reaktion kundgeben, um später als Überkrümmung sicht- bar zu werden. Ich lasse jetzt die diesbezüglichen Versuche folgen.

<sup>1</sup> In andern, hier nicht aufgeführten Versuchen erhielt ich dasselbe Resultat.

*Versuch e 91.* Nach 11 Tagen am Klinostat sind die Sprosse geradegestreckt. Ein Spross wurde in  $-17^\circ$  gestellt. Die negativ geotropische Krümmung verlief in folgender Weise.

	0	3	5	7	11	15	19	33 St.
Totalablenkung der Spitze.....	$-17^\circ$	$-4^\circ$	$32^\circ$	$56^\circ$	$66^\circ$	$68^\circ$	$75^\circ$	$76^\circ$

Nach dieser 33-stündigen Reizung wurde die Pflanze auf den Flankenklinostat gebracht. Die Zurückkrümmung wird im folgenden als Partialablenkung der drei jüngsten Internodien im Vergleich zum geraden vierten Internodium gemessen. Alle vier Stunden registriert. Hier sind nur einige Intervalle aufgeführt.

	0	16	38	62	93	113 St.
Zone I (Spitze).....	$8^\circ$	$6^\circ$	$5^\circ$	$0^\circ$	$0^\circ$	$0^\circ$
Zone II .....	$29^\circ$	$12^\circ$	$4^\circ$	$0^\circ$	$0^\circ$	$0^\circ$
Zone III .....	$23^\circ$	$18^\circ$	$10^\circ$	$1^\circ$	$0^\circ$	$0^\circ$
Totalablenkung der Spitze .....	$60^\circ$	$36^\circ$	$19^\circ$	$1^\circ$	$0^\circ$	$0^\circ$

*Versuch f 100.* Nach 19 Tagen am Klinostat wird der Topf in gewöhnliche Lage gestellt während 2 Tage (48 Stunden). Dann wieder auf Klinostat (wie oben). Die Registrierung begann erst nach der Reizzeit. Spross A erreichte eine negativ geotropische Lage von etwa  $80^\circ$ , Spross B von  $90^\circ$  (also vertikale Aufrichtung). Die Totalablenkung wird auch hier von der Sprossbasis gerechnet.

	0	20	40	50	69	75 St.
A { Zone I .....	$0^\circ$	—	$-10^\circ$	$-2^\circ$	$-0^\circ$	$-0^\circ$
Zone II .....	$31^\circ$	—	$-12^\circ$	$-18^\circ$	$-8^\circ$	$-8^\circ$
Totalablenkung der Spitze .....	$+31^\circ$	—	$-22^\circ$	$-20^\circ$	$-8^\circ$	$-8^\circ$
B { Zone I .....	$40^\circ$	$-1^\circ$	$-4^\circ$	$0^\circ$	—	—
Zone II .....	$42^\circ$	$-1^\circ$	$-2^\circ$	$1^\circ$	—	—
Totalablenkung der Spitze .....	$+84^\circ$	$-2^\circ$	$-6^\circ$	$+1^\circ$	—	—

*Versuch g 27.* Über die Vorreizung siehe oben S. 13 wo der Anfang des Versuchs mitgeteilt ist. Nach drei Tagen (72 Stunden) hatte sich der untere Spross geotropisch aufgerichtet und bildete nunmehr einen Winkel von  $85^\circ$  mit der Horizontalebene. Der obere Spross hatte keine Krümmung erfahren (stand ja in geotropisch reizloser Lage) und bildete einen Winkel von  $+104^\circ$  mit der Horizontalebene (diese schwache Überkrümmung dürfte als Nachwirkung aus der Normal-lage [also verspätete positive Reaktion] zu deuten sein; die Pflanze war nämlich vor dem Versuch nur 4 Tage klinostatiert, die positive Reaktion war daher wahrscheinlich nicht völlig ausgeklungen). — Nach drei Tagen wurde die Pflanze auf den Flankenklinostat gebracht und alle vier Stunden registriert. Protokollsauszug:

	0	20	52	72	96	156 St.
A { Zone I .....	9°	3°	0°	0°	— 3°	— 1°
Zone II <sup>1</sup> .....	55°	48°	29°	23°	20°	19°
Totalablenkung der Spitze ....	64°	51°	29°	23°	17°	18°
B { Zone I .....	12°	4°	— 5°	0°	— 6°	— 8°
Zone II <sup>1</sup> .....	120°	83°	24° 48° <sup>2</sup>	29° 45°	22° 40°	16° 35°
Totalablenkung der Spitze ....	132°	87°	39°	45°	34°	27°

Anmerkung. Nach dem Schluss des Versuchs wurde der Topf zur Kontrolle in Normal-lage gestellt. Die Sprosse richteten sich negativ geotropisch auf, A bis + 90°, B bis + 80° über der Horizontallage.

Versuch h 96. 19 Tage klinostatierte Pflanze. Geotropische Reizung wäh-rend drei Tage (72 Stunden). Spross A hat sich bis + 90°, Spross B bis + 70° erhoben. Dann Flankenklinostat.

	0	4	12	24	48 St.
A { Zone I .....	0°	— 1°	0°	0°	0°
Zone II .....	13°	12°	11°	10°	12°
<sup>3</sup>	90°	87°	86°	70°	66°
B { Zone I .....	0°	— 8°	— 8°	0°	0°
Zone II .....	19°	— 4°	— 16°	— 18°	— 13°
<sup>3</sup>	70°	48°	23°	28°	44°

Versuch i 102. Drei Pflanzen wurden 20 Tage klinostatiert. Dann wurden die Töpfe in Normallage während 3 Tage (72 Stunden) gestellt. Sodann wieder an den kontinuierlichen Klinostat.

Geotr. Winkel am Ende der Reizung	Form des gekrümmten Sprosses	Partialablenkung der Spitze (1—3 Internodien) nach—Stunden		
		0 St.	40 St.	64 St.
83°	S-förmig	83°	— 4°	— 7°

Anmerkungen. Die Ablenkung wird von der Mitte des S-förmigen Sprosses gerechnet. Die Mitte bewegte sich in 64 St. — 13°.

<sup>1</sup> Zone III = die Basis, die als Nullrichtung gesetzt wird.

<sup>2</sup> Das Internodium ist  $\infty$ -förmig gekrümmt. Die beiden Zahlen geben die Lage seiner Spitze und Mitte an.

<sup>3</sup> In dieser Reihe wird die Verkleinerung des ursprünglichen geotr. Winkels angegeben, als Totalablenkung der Spitze gemessen. Bei Spross A wird das dritte Internodium, das anfangs 30° gekrümmt war, völlig geradegestreckt, sogar 5° übergekrümmt (nach 48 St.) Das vierte Internodium bewegte sich — 4°. Bei Spross B wird ebenfalls das dritte Internodium am Ende ganz gerade; die gesamte Überkrümmung trifft hier das zweite Internodium.

*Versuch k 43.* Eine Pflanze, die 11 Tage klinostatiert war, wurde so gestellt, dass ein Spross in  $\pm 0^\circ$ , der opponierte in etwa  $+90^\circ$  stand. In dieser Lage blieb die Pflanze während 4 Tage (96 Stunden). Die Sprosse verhielten sich wie folgt.

	0	24	48	96 St.
A	$90^\circ$	$96^\circ$	$96^\circ$	$90^\circ$
B	$0^\circ$	$52^\circ$	$50^\circ$	$50^\circ$

Dann wurde die Pflanze auf den Klinostat gebracht. Partialablenkung:

	0	24	48 St.
A I	$+5^\circ$	$+3^\circ$	$+2^\circ$
II	$+12^\circ$	$+16^\circ$	$+16^\circ$ <sup>1</sup>
B I	$0^\circ$	$-16^\circ$	$-10^\circ$
II	$+10^\circ$	$-7^\circ$	$-7^\circ$
III	$+38^\circ$	$+4^\circ$	$-8^\circ$

*Versuch l 2.* Am Klinostat etwa 9 Tage. Dann in Normallage, wo die Sprosse folgende geotropische Winkel erreichten:

A (lang)	B (kurz)	C (kurz)	D (kurz)	E
$90^\circ$	$60^\circ$	$75^\circ$	$74^\circ$	$75^\circ$

Nach 6 Tagen (144 Stunden) wieder an den Klinostat. Im Laufe von zwei oder drei Tagen traten überall starke positive Krümmungen auf. Die Totalablenkung der Spitze betrug:

	A	B	C	D	E
Krümmungsgrad am Anfang ...	$-60^\circ$ $+47^\circ$	$-22^\circ$ $+10^\circ$	$-54^\circ$ $+23^\circ$	$-52^\circ$ $+15^\circ$	$-70^\circ$ $+55^\circ$

Die aufgezählten Versuche beweisen unzweideutig, dass die »Gegenreaktion« oder »Epinastie« nichts anderes als eine positiv geotropische Reaktion ist. Die Präsentationszeit dieser Reaktion ist im Vergleich mit sonst bekannten Reizbewegungen im Pflanzenreich ausserordentlich lang, sie beträgt 1—2 Tage. Wie schon oben erwähnt habe ich mir nicht die Mühe gegeben, die Präsentationszeit exakt zu bestimmen. Die Versuche mit immer steigender Induktionszeit geben jedoch eine hinreichend genaue Vorstellung von ihrer Grösse. Der Übersichtlichkeit halber stelle ich die Hauptergebnisse der in diesem Kapitel schon mitgeteilten Versuche zusammen.

<sup>1</sup> An der Basis ging die Krümmung etwa  $5^\circ$  zurück.

TABELLE I

Versuch N:r	Reizung während	Intensität des Ausgleichs der negativen Reaktion am Klinostat in Prozent, nach—Stunden			Überkrümmung
d 90	2 St.	58°/o (nach 24 St.)	80°/o (nach 60 St.)	90°/o (nach 94 St.)	0°
c 86	2 St.	50°/o (nach 11 St.)	—	—	0°
b 87 A B	3 St.	28,5°/o (nach 20 St.) 100°/o „	— —	— —	0° 0°
a 1 C D	25 St.	11,4°/o (nach 13 St.) 8°/o „	— —	— —	0° 0°
e 91	33 St.	53°/o (24 St.)	98°/o (nach 60 St.)	100°/o (nach 93 St.)	0° (nach 93 St.)
f 100 A B	48 St. „ „	— 102°/o (nach 20 St.)	171°/o (nach 40 St.) 114°/o (nach 40 St.)	125°/o (nach 75 St.) —	— 22° (nach 40 St.) — 6° (nach 40 St.)
g 27 B	72 St.	34°/o (nach 20 St.)	69°/o <sup>1</sup>	79°/o <sup>1</sup> (nach 156 St.)	— 29° (nach 52 St.)
h 96 A	72 St.	—	68°/o (nach 48 St.)	—	— 9° (nach 48 St.)
B	72 St.	180°/o (24 St.)	140°/o (nach 48 St.)	—	— 24 (nach 12 St.)
i 102 A B	72 St. „ „	— —	108°/o (nach 60 St.) —	— —	— 20° (nach 40 St.) —
k 43 B	96 St.	140°/o (24 St.)	152°/o (nach 48 St.)	—	— 25° (nach 48 St.)
l 2 A B C D E	144 St. „ „ „ „ „ „ „ „	— — — — —	228°/o (nach 48-72 St.) 320°/o „ 315°/o „ 450°/o „ 227°/o „	— — — — —	— 60° — 22° — 54° — 52° — 70°

Aus dieser Tabelle ist also zu entnehmen, dass bei wachsender Reizdauer die positive Reaktion, die als Nachwirkung am Klinostat auftritt, immer stärker wird. Die negativ geotropische Reaktion wird bei einer Reizdauer von 3 bis 6 Tagen nicht nur schnell ausgeglichen, sondern schlägt schon innerhalb der ersten 24 Stunden in eine Überkrümmung über, die mit der Zeit noch stärker wird und sich als reine positive Reaktion kundgibt.

Dass hier wirklich eine geotropische Reaktion vorliegt und nicht etwa eine autotropische Gegenreaktion wurde vorhin bewiesen. Hier sei ausserdem hingedeutet auf die Tatsache der S-förmigen Krümmungen, d. h. die Fälle, in denen die Spitze sich in positiver Richtung bewegt, während die unteren Teile des Sprosses noch negativ geotropisch gekrümmt sind. Solche S-förmige Zurückkrümmungen werden niemals beim rein autotropischen Ausgleich (nach kurzer Induktion) beobachtet, auch wenn die auszugleichende Krümmung stark ist. Am klarsten ist der Funda-

<sup>1</sup> Diese Werte beziehen sich auf die Totalablenkung der Spitze (also im Vergleich zur Basis). Da der Spross S-förmig gekrümmt ist, so hat die Spitze allein eine Überkrümmung erfahren.

mentalunterschied zwischen dem autotropischen Ausgleich und der Zurückkrümmung infolge positiver Reaktion an den Versuchen g 27 und namentlich k 43 zu sehen. Hier befand sich der eine Spross in  $+90^\circ$  (aufrechter Lage) und verharrete auch hierin, während der opponierte Spross eine weitgehende negativ geotropische Bewegung ausführte. Nach der Beendigung dieser Bewegung war die Sprossspitze von beiden Sprossen schwach positiv gekrümmt oder ganz gerade (siehe die Versuchsprotokolle und Fig. 5!). Am Klinostat verhielten sich nun die ähnlich sehenden Sprossspitzen ganz verschieden. Diejenige, die in  $+90^\circ$  stand, bewegte sich sehr langsam (durch Ausgleichung der basalen Krümmung), während die in Reizlage gewesene Sprossspitze eine Überkrümmung erfuhr. (Fig. 5 b, c.)

Die erwähnten Versuche zeigen auch in unzweideutiger Weise, dass für die Induktion einer negativen Reaktion das Organ im Winkel gegen die Lotlinie stehen muss. In  $+90^\circ$  wird weder eine negative Bewegung ausgelöst, noch geschieht hier die Induktion der positiv geotropischen Reaktion. Die Bedingungen der letzteren gestalten sich in der Wirklichkeit deshalb ein wenig kompliziert, weil ja die positive Bewegung zuerst auftritt und hiermit der Spross automatisch aus der Reizlage gebracht wird. Schon aus diesem Umstand kann man er-



Fig. 5.

warten, dass die einzelnen Versuche in Tabelle I Unterschiede hinsichtlich der Stärke der positiven Reaktion aufweisen werden. Denn die während der Reizung erreichten Neigungswinkel sind verschieden, indem namentlich kurze Sprosse die Vertikallage selten völlig erreichen. Ferner werden durch die Form des gekrümmten Sprosses die Bedingungen für die einzelnen Teile verschieden; man denke an die S-förmig gekrümmten Sprosse, wo die Mitte fast horizontell stehen kann, also sich in vorzüglicher Reizlage befindet, während die Spitze in  $+90^\circ$  steht. Da nun ausserdem die Sensibilität und das Bewegungsvermögen in verschiedenen Zonen verschieden ist, so hält es sehr schwer, die Aussichten für eine positive Nachwirkung oder die Stärke derselben vorherzusagen.

Aus dem Gesagten erhellt, dass die Präsentationszeit der positiven Reaktion, auf  $\pm 0^\circ$  Reizlage berechnet, wohl nicht unerheblich kürzer ausfallen würde als wir gefunden haben. Leider besitzen wir kein Mittel, die negative Reaktion zu verhindern, ohne zugleich die positive zu beeinflussen. Wenn man einen Spross eingipst oder zwischen zwei Brettchen fixiert und in  $\pm 0^\circ$  plaziert, so treten infolge der

unvermeidlich einsetzenden negativen Reaktion so starke Spannungen ein, dass nach dem Befreien, auch nach dem Verlauf mehrerer Tage oder sogar Wochen, eine beträchtliche Schnellbewegung einsetzt, die das Auftreten der positiven Reaktion verschleiert (vgl. unten S. 31).

Dass die positiv geotropische Induktion mehr Zeit in Anspruch nimmt, wenn der Spross völlig geotropisch aufgerichtet wird als wenn seine Spitze in geneigter Lage verharret, und dass die Präsentationszeit mit dem Grenzwinkel wächst geht aus den oben erwähnten Versuchen hervor. Im Versuch f 100 erhob sich der Spross B bis  $+90^\circ$ , die am Klinostat auftretende Überkrümmung der Spitze betrug nur  $-6^\circ$ , während der Spross A bei  $+80^\circ$  Erhebung eine Überkrümmung von  $22^\circ$  zeigte. Im Versuch h 96 war die Überkrümmung des bis  $+90^\circ$  geotropisch aufgerichteten Sprosses A unscheinbar ( $-1^\circ$ ), während die in  $+70^\circ$  bleibende Sprossspitze eine positive Bewegung von  $24^\circ$  ausführte. — Man könnte hier vielleicht den Einwand machen, dass diese Unterschiede in der positiven Reaktion nicht auf verschieden starker Neuinduktion infolge des verschiedenen Neigungswinkels beruhen, sondern dass umgekehrt diese Verschiedenheit der negativ geotropischen Winkel auf einer schon vorhandenen Gegenreaktion beruhe. Dieser Einwand wird jedoch durch die Tatsache widerlegt, dass die aus der Normallage stammende positive Reaktion während des langdauernden Vorklinostatierens (19 Tage) sicher ausgeklungen ist; die Sprosse sind ja vor der Reizung gerade, wäre eine positive Reaktion da, müsste sie doch eben jetzt hervortreten!

Der Umstand, dass nicht alle Sprosse unter dem Einfluss der negativ geotropischen Reaktion die Vertikallage erreichen, sondern in mehr oder weniger schiefer Lage stehen bleiben, kann viele Ursachen haben. Ich erinnere hier an das ähnliche Verhalten von Hauptwurzeln, die in nicht genügend feuchter Luft wachsen (NĚMEC 1904). Die akroskope Längskomponente dürfte einen hemmenden Einfluss auf die Bewegungsvorgänge haben (vgl. BREMEKAMP 1912, 1915). Bei herabgesetzter geotropischer Empfindlichkeit des Sprosses müsste aus diesem Grund der Krümmungsvorgang aufhören, wenn die Spitze in einem mehr oder weniger spitzen Winkel zur Lotlinie steht. Wie wir später sehen werden, spielt diese Längskomponente eine entscheidende Rolle für die natürliche plagiotrope Lage der Sprosse. Auch durch Autotropismus kann ja die Bewegung verlangsamt oder sogar so weit ausgeglichen werden, dass die Spitze nicht die Vertikallage erreicht, ehe die Hemmung zu wirken angefangen hat oder sie aus der aufrechten Lage in eine plagiotrope verrückt wird. Eine herabgesetzte Empfindlichkeit kann durch unzureichende Luftfeuchtigkeit oder Beleuchtung oder die künstliche oder selbsttätige Enblätterung der Sprosse herbeigeführt werden. Ich habe selbst mehrmals beobachtet, wie durch solche nachteilige Bedingungen das Bewegungsvermögen sehr herabgesetzt sein kann, während dieselben Sprosse nachher bei günstigeren Bedingungen (zu welchen auch genügend hohe Temperatur gehört) eine völlige Aufrichtung zur Vertikallage ausführen (siehe z. B. S. 13). Irgend ein Grund, die rein negativ geotropische Reaktionsart klino-



statierter Sprosse zu bezweifeln, weil sie nicht immer die Vertikallage erreichen, liegt also gar nicht vor.

Bei der negativ geotropischen Krümmung bewegt sich die Sprossspitze im allgemeinen am schnellsten. Sie ist daher meist schon erheblich aufgekrümmt, als die mittleren Sprosssteile sich noch in voller Reizlage befinden. Hieraus resultiert selbstverständlich eine verschieden intensive positiv geotropische Reizinduktion in den verschiedenen Zonen. Es kommt daher häufig vor, dass später am Klinostat die Sprossmitte gleich stark oder stärker positiv reagiert als die Sprossspitze, obwohl kein Grund vorliegt anzunehmen, dass nicht die Spitze eine höhere Sensibilität hat. Folgende Beispiele mögen diese Tatsache veranschaulichen.

Im Versuch f 100 erreichte der Spross A während der geotropischen Reizung an der Spitze eine Lage von  $+90^\circ$ . Die zwei obersten Internodien wiesen auch fast gar keine positive Nachwirkung auf. Das dritte Internodium erreichte aber während der 33-stündigen Reizung nur einen Winkel von  $+45^\circ$ . Es streckte sich auf dem Klinostat bald gerade und erfuhr eine Senkung von  $-13^\circ$  (durch Abflachung des unteren Krümmungsbogens). Der opponierte Spross senkte sein mittleres Internodium, das einen geotropischen Winkel von  $35^\circ$  erreicht hatte, nur  $-10^\circ$  und zwar durch Neukrümmung. Nicht Autotropismus, sondern positivem Geotropismus sind also diese Bewegungen zuzuschreiben.

Im Versuch g 27 erreichte das jüngste Internodium einen geotr. Winkel von  $+85^\circ$ , während der mittlere Teil des Sprosses (zweites und drittes Internodium) sich nur bis  $+10^\circ$  —  $+50^\circ$  erhob. Am Klinostat krümmte sich das jüngste Internodium nur um  $6^\circ$ — $8^\circ$  positiv, der mittlere Teil dagegen bis  $24^\circ$ . — Ähnliche Resultate gaben Versuch h 96 Spross A und Versuch i 102, wie man aus den mitgeteilten Protokollen sehen kann. In zwei vorher nicht erwähnten Versuchen mit Reizung während 72 Stunden erreichten die Sprossspitzen Winkel von  $+86^\circ$  und  $+90^\circ$ . Sie führten nachher positive Krümmungen um  $-10^\circ$  und  $-56^\circ$  aus. Die mittleren Internodien erreichten Winkel von  $+60^\circ$  und  $+30^\circ$  und bildeten positive Krümmungen von  $45^\circ$  und  $50^\circ$ . Ich könnte noch mehrere Beispiele dieser Art mitteilen, die aufgezählten mögen aber genügen.

Die positiv geotropische Krümmung nach kurzer Reizung erreicht, wie aus diesen Beispielen hervorgeht, häufig ihren höchsten Grad in den mittleren Teilen der Sprosse, weil diese unter dem günstigsten Reizwinkel standen. Anders verhalten sich die normalgewachsenen Sprosse. Die sind fast gerade und alle Internodien, von der Spitze bis zur Basis, bieten annähernd denselben Angriffswinkel dem Schwerkraftsreiz dar. An diesen Sprossen krümmt sich am Klinostat die Spitze<sup>1</sup> am intensivsten und schnellsten — gleich wie bei der negativ geotropischen Bewegung horizontal gelegter Sprosse. Überhaupt ist zu bemerken, dass die positive

<sup>1</sup> Selbstverständlich nicht die jüngsten millimeterlangen Internodien. Die Zone der stärksten Krümmung liegt immer einige Zentimeter hinter dem Sprossscheitel. Übrigens ist der Krümmungsbogen anfangs ziemlich flach.

Reaktion hinsichtlich der Empfindlichkeit der verschiedenen Zonen des Sprosses grosse Übereinstimmung mit der negativen Reaktion zeigt. Es wäre ja auch kaum anderes möglich, da der Spross in der natürlichen Lage zumeist gerade ist oder einen schwach konkaven Bogen bildet.

Aus dem Gesagten erhellt, mit welchen grossen Schwierigkeiten die Bestimmung der Präsentationszeit der positiven Reaktion verbunden ist. Denn die Perzeption geht während des Ablaufs der negativen Reaktion fort, nimmt aber in immer langsamerem Tempo zu, um ganz aufzuhören, als die betreffende Zone die Vertikallage erreicht hat. Als ich oben die Präsentationszeit zu etwa 2 Tagen bestimmt habe, so gilt diese Bestimmung, wie vorher erwähnt, nur wenn man zugleich den Krümmungsgrad mit berücksichtigt.

---

### KAP. III.

## Induktion einer positiven Reaktion in umgekehrter Lage und senkrecht zur Insertationsebene. Das Abklingen der positiven Reaktion.

Da die positive Reaktion am Klinostat allmählich ausklingt und dann bei einer Reizdauer von 2 Tagen oder weniger aufs Neue induziert wird, so spricht dies sehr dafür, dass die Seitensprosse in reizphysiologischer Hinsicht radiär sind. Die Neuinduktion einer positiven Induktion gelingt tatsächlich, wie die folgenden Versuche zeigen werden, sowohl bei umgekehrter Lage — die morphologische Oberseite nach unten — als in der Flankenstellung. Die nachher am Klinostat auftretende positive Reaktion geht immer im Reizplan von statten, ist folglich von den morphologischen Verhältnissen unabhängig.

Die Induktion in 180°-Inverslage bereitet einige Schwierigkeit, weil normalgewachsene Sprosse, wenn sie in  $\pm 180^\circ$  plaziert werden, sich zumeist — infolge zusammenwirkender negativer und positiver Reaktion — so heftig aufkrümmen, dass sie den normalen Neigungswinkel passieren und erst in ganz aufrechte Lage oder zumeist in den komplementären Neigungswinkel stehen bleiben. Geht aber die Aufkrümmung hinreichend langsam und bleibt der Spross am Ende etwa in aufrechter Lage stehen, so kann man, wenn die Pflanze zu rechter Zeit an den Klinostat gebracht wird, eine neuinduzierte positive Reaktion zu sehen bekommen. Ich werde einen solchen Versuch schildern.

*Versuch a 6.* Eine Pflanze wurde in den Dunkelschrank bei  $21,5^\circ$ — $23^\circ$  so gestellt, dass ein Spross in  $\pm 180^\circ$ -Lage stand. Da das Bewegungsvermögen im Dunkeln herabgesetzt wird krümmte sich der Spross langsam nach aufwärts. Da stündlich registriert wurde, kann man aus folgender Tabelle den Fortgang der Krümmung sehen. Spitzenablenkung:

	0	1	2	3	4	5	6	8	12	16	18	20	24	28	32	36 St.
A	$-6^\circ$	$-1^\circ$	$6^\circ$	$22^\circ$	$30^\circ$	$42^\circ$	$54^\circ$	$74^\circ$	$84^\circ$	$89^\circ$	$90^\circ$	$95^\circ$	$103^\circ$	$103^\circ$	$102^\circ$	$100^\circ$
B	$0^\circ$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	$75^\circ$	$80^\circ$	$80^\circ$	$80^\circ$	$82^\circ$	$83^\circ$

Nach 37 Stunden wurde die Pflanze ins Gewächshaus versetzt — fortwährend in derselben Lage — und blieb hier noch einen Tag. Als sie sodann auf den

Klinostat gebracht wurde, trat nach einiger Zeit an der Spitze vom Spross B eine nach der morphologischen Oberseite gerichtete schwache Krümmung auf. Zugleich ging die basale Krümmung zurück. Offenbar wurde also während des Aufkrümmens, das, wie man aus obiger Tabelle sieht, 20 Stunden gedauert hat, eine neue positive Krümmung induziert, die die alte positive Reaktion ausgeglichen hat und jetzt zum Vorschein kommt. Der Spross A zeigte keine deutliche Krümmung an der Spitze, was selbstverständlich auf seiner vorherigen Überkrümmung im Verhältnis zur Lotlinie beruht. Dagegen fand auch an ihm eine Abflachung des unteren Krümmungsbogens statt. Die alte positive Reaktion war also auch hier spurlos verschwunden.

Die heftige Krümmung umgekehrter Seitensprosse nach aufwärts wird verhindert, wenn man klinostatierte Sprosse benutzt. Denn an diesen ist ja die positive Nachwirkung gedämpft oder ausgeklungen. Im folgenden Versuch waren die Seitensprosse ausserdem so kurz, dass die Bewegung schon vor dem Erreichen der senkrechten Lage aufhörte.

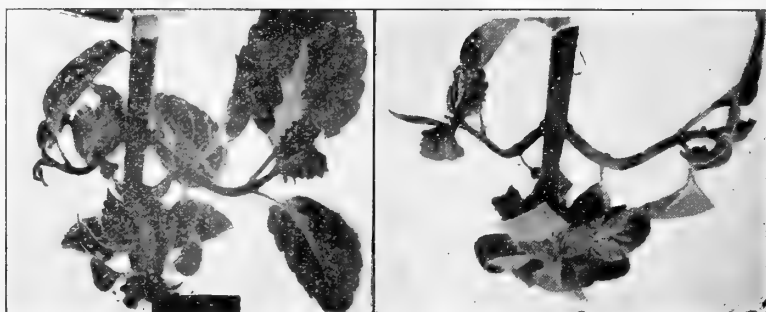


Fig. 6.

Versuch b 36. Eine Pflanze mit zwei opponierten, 5—7 Zm. langen Seitensprossen wurde einen Tag klinostatiert. Darauf wurde sie in umgekehrter Lage aufgestellt. Die Sprosse krümmten sich wie folgt (vgl. Fig. 6 a):

	0	4	8	12	16	192 St.
A (7 Zm.).....	— 5°	6°	30°	30°	34°	60°
B (5 Zm.).....	— 9°	— 7°	20°	20°	24°	66°

Die Krümmung verläuft, wie ersichtlich, sehr träge. Sogar nach 8 Tagen (192 Stunden) ist die Vertikallage bei weitem nicht erreicht. Nunmehr wurde die Pflanze auf den Flankenklinostat gesetzt. Partialablenkung von Spitze und Mitte:

	0	32	52 St.
A Spitze .....	0°	— 26°	— 25°
Mitte.....	95°	67°	66°
B Spitze .....	0°	— 10°	— 10°
Mitte.....	105°	81°	76°

Die neuinduzierte, nach der morphologischen Oberseite gerichtete positive Reaktion erreicht also nicht unbedeutende Werte (vgl. Fig. 6 b). — Die Pflanze wurde nach den 4 Tagen am Klinostat nochmals in umgekehrte Lage versetzt und während 6 Tage gereizt. Spross A erhob sich bis zu  $75^\circ$ , B blieb bei  $32^\circ$ . Am Klinostat entstanden hierauf folgende Bewegungen (vgl. Fig. 7):

	0	24	48	72	96	120	144 St.
A Spitze.....	$0^\circ$	$-6^\circ$	$-11^\circ$	$-22^\circ$	$-14^\circ$	$-12^\circ$	$-13^\circ$
Mitte.....	$105^\circ$	$94^\circ$	$86^\circ$	$80^\circ$	$79^\circ$	$80^\circ$	$78^\circ$
B Spitze.....	$0^\circ$	$-45^\circ$	$-41^\circ$	$-40^\circ$	$-35^\circ$	$-29^\circ$	$-28^\circ$
Mitte.....	$81^\circ$	$73^\circ$	$75^\circ$	$69^\circ$	$71^\circ$	$67^\circ$	$69^\circ$

Der Ausfall dieses Versuchs ist in vieler Hinsicht wichtig. Erstens wird bewiesen, dass die Seitensprosse in Bezug auf die positive Reaktion nicht dorsiventral sind. Denn eine neue starke positive Reaktion wird in der umgekehrten Lage induziert. Sie verhält sich in Bezug auf Intensität, Abklingen und Krümmungsform ähnlich wie die positive Reaktion in der Normallage. Aus dem Versuch ersieht man ferner nochmals sehr deutlich, dass bei grösserem Reizwinkel eine stärkere positive Reaktion induziert wird als bei kleinerem Reizwinkel. Bei der ersten Induktion war der Reizwinkel von A  $30^\circ$ , von B  $24^\circ$ . Das Reaktionsmaximum betrug für A  $26^\circ$ , für B  $10^\circ$ . Bei der zweiten Induktion war der Reizwinkel von A  $15^\circ$ , von B  $58^\circ$ ; das Reaktionsmaximum für A  $22^\circ$ , für B  $45^\circ$ . In einem andern, ähnlichen Versuch waren die Winkel der umgekehrt aufgerichteten Sprosse  $79^\circ$ ,  $60^\circ$ ,  $52^\circ$ . Nach 5 Tage am Klinostat betrug die positive Reaktion bezw.  $37^\circ$ ,  $50^\circ$ ,  $52^\circ$ . — Ein bemerkenswerter Umstand ist auch die Tatsache, dass die Ausgleichung der basalen Krümmung zur selben Zeit aufhört als die Spitzenkrümmung ihr Maximum erreicht hat. Das Ausklingen der positiven Reaktion geht, nach diesem zu erteilen, etwa gleich schnell im ganzen Spross.



Fig. 7.

Ich komme jetzt zu den Versuchen, wo die positive Reaktion senkrecht zur Insertationsebene, also bei Flankenstellung des Sprosses, induziert wird.

Wenn ein normalgewachsener Spross in Flankenstellung plaziert wird, tritt selbstverständlich die positiv geotropische Reaktion ungehindert auf. Zugleich findet aber eine negativ geotropische Reaktion statt, die den Spross nach aufwärts (in der durch die Flanken gelegten Ebene) zu biegen versucht. Die Sprossspitze beschreibt daher eine resultierende Bewegung im Raume und steht schliesslich etwa im plagiotropen Neigungswinkel mit einer Flanke nach unten schauend (siehe Fig. 8). In dieser Lage wird nunmehr auch eine neue positiv geotropische Reaktion induziert, die am Klinostat hervortritt.

Im Versuch c 53 hatte der Seitenspross einen Gleichgew.  $\Delta$  von  $+60^\circ$ . Nach dem Plazieren in Flankenstellung krümmte er sich bis etwa  $+64^\circ$  nach aufwärts (siehe Fig. 8 a). In dieser Lage wurde der Spross während 11 Tage gelassen. Sodann an den Klinostat gebracht beschrieb die Sprossspitze eine positive Bewegung von  $25^\circ$ — $30^\circ$  in der durch die früheren Flanken gelegten Ebene, also senkrecht zum ursprünglichen Bewegungsplan. Im letzteren Plan betrug die positive Bewegung nur etwa  $5^\circ$ — $10^\circ$ ; der Spross stand auch fast in diesem Plan (siehe Fig. 8 b).

Ähnliche Resultate gab Versuch d 62. Von zwei opponierten Seitensprossen krümmte sich in der Flankenstellung der eine fast vertikal nach aufwärts, der andere bis etwa  $+60^\circ$  in der senkrecht zu den Flanken gelegten Ebene (in der

Flankenebene  $+90^\circ$ ). Nach mehrtägigem Aufenthalt in dieser Stellung wurde die Pflanze auf den Klinostat gesetzt. Der ganz aufrechte Spross blieb ungekrümmt, der geneigte Spross krümmte sich  $45^\circ$ — $50^\circ$  in der Neigungsebene, nur ein paar Grad in der Flankenebene.

Diese beiden Versuche lehren, dass auch bei dauernd einseitiger Schwerkraftwirkung die positive Reaktion ausklingen kann, wenn nämlich der Reizwinkel  $0^\circ$  ist<sup>1</sup>. Steht aber der Spross in Reizlage, so wird eine positive Reaktion induziert, welche Seite der Spross auch nach unten kehren mag.

Eine andere Methode, eine senkrecht zu der gewöhnlichen Richtung gerichtete positive Reaktion zu induzieren, besteht darin, die Seitensprosse heliotropisch zu



a (von vorn)



b (von der Seite)



c (von oben)

Fig. 8.

reizen. Da die Seitensprosse von *Coleus* positiv heliotrop reagieren, orientieren sie sich bei horizontell einfallendem Tageslicht mehr oder weniger wagerecht. Im Versuch e 63 wurden Seitensprosse durch ein senkrecht zur Insertationsebene einfallendes Lichtbündel gereizt. Nach 2 Tagen hatten sie einen Winkel von etwa  $+40^\circ$ . Am Klinostat zeigten die Sprosse eine starke positive Reaktion entsprechend der Reizung in Normallage, aber auch eine positive Reaktion von etwa  $20^\circ$  entsprechend einer Neuinduktion in der senkrecht zu den Flanken gerichteten Ebene. Dieser Versuch, der mit gleichem Ergebnis wiederholt wurde, ist allerdings

<sup>1</sup> Dasselbe habe ich bewiesen in einem Versuch, wo die Sprossspitze, je nachdem sie durch Konvexkrümmung aus der  $+90^\circ$ -Lage entwich, wieder, durch Drehen des Topfes, hierin versetzt wurde. Die Bewegung hörte allmählich auf.

nicht so völlig einwandfrei wie die vorhin erwähnten, denn es könnte auch eine Lichtnachwirkung vorliegen. —

Eine Neuinduktion wird endlich an inversgestellten, vorher in Normallage gewachsenen Sprossen nach mechanischer Hemmung der vorhandenen Reaktion erzielt. Die Umstimmung wird aber nur dann sichtbar, wenn sie die durch die Zwangslage bewirkten starken Spannungen zu überwinden vermag. So wurde im Versuch f 8 ein Seitenspross zwischen zwei Brettchen festgehalten und in etwa  $\pm 180^\circ$  gestellt (Gleichgew.  $\wedge$  = etwa  $50^\circ$ ). Nach 4 Tagen wurde der Spross befreit und die Pflanze auf den Klinostat gestellt. Gleich nach dem Befreien entstand durch Schnellbewegung eine Krümmung von  $74^\circ$ . Diese als Nachwirkung der alten positiven Reaktion zu deutende Krümmung wurde im Lauf der ersten Stunden verstärkt, um dann zurückzugehen und einer neuen, entgegengesetzten positiven Krümmung Platz zu lassen, wie man aus folgender Tabelle sieht.

	0	1	2	5	20	26 St.
Spitze .....	$5^\circ$	$4^\circ$	$3^\circ$	$-1^\circ$	$-9^\circ$	$-21^\circ$
Mitte .....	$69^\circ$	$83^\circ$	$87^\circ$	$83^\circ$	$43^\circ$	$38^\circ$

Ein ganz ähnliches Ergebnis gab Versuch g 58. Der zwischen zwei Objektgläser eingeklemmte Seitenspross wurde während 3 Tage in  $+160^\circ$  gelegt. Nach dem Befreien entstand in einigen Minuten eine Krümmung von  $90^\circ$ — $97^\circ$ . Schon nach 4 Stunden ging sie aber auf  $75^\circ$  zurück und nach 24 Stunden war der Spross wieder ganz gerade, um später eine geringe Überkrümmung (etwa  $-6^\circ$ ) aufzuweisen. Die Reizdauer war in diesem Versuch kürzer als im vorigen Versuch.

Durch Versuche wie die zuletzt erwähnten kann man selbstverständlich eine grobe Vorstellung von der Präsentationszeit der positiven Reaktion gewinnen. Im Versuch f 8 wurde eine sehr deutliche positive Reaktion nach viertägiger Induktion erzielt. Im Versuch g 58 war der Krümmungsausgleich viel schneller als der autotropische Ausgleich sein würde. Die Präsentationszeit ist also sicher bedeutend kürzer als 3 Tage, was ja gut mit den oben mitgeteilten Versuchen zur direkten Präsentationszeitbestimmung übereinstimmt. — Wie sich die mechanisch gehemmte Reaktion bei Abwesenheit einer positiven Neuinduktion entwickelt, ersieht man aus folgendem Versuch (h 7). Ein zwischen Brettchen festgehaltener Seitenspross wurde in  $+90^\circ$ , also tropistisch reizloser Lage fixiert und blieb in dieser Stellung während 9 Tage. Nach dem Befreien entstand am Klinostat allmählich eine scharfe Konvexkrümmung. Sie betrug nach 3 Stunden  $40^\circ$ , nach 5 Stunden  $53^\circ$  und nach 24 Stunden  $90^\circ$ . Ein autotropischer Ausgleich war also nicht zu entdecken. Bemerkenswert ist der Umstand, dass eine so intensive Nachkrümmung hier entstand, obwohl bei der Rotation von freien Sprossen in 9 Tagen ein erhebliches Abklingen der Reaktion stattfindet. Auch bei den Flankenstellungsversuchen (oben) fand ein Ausklingen der positiven Reaktion in

+ 90° statt. Da ich keine weiteren Versuche mit mechanischer Hemmung der Krümmung gemacht habe, kann ich nicht mit Sicherheit sagen, ob andere Regel für das Abklingen der mechanisch gehemmten als für den Ausgleich der frei entwickelten Reaktion gelten (vgl. MORGENSTERN 1913). —

Wir werden nunmehr diesen Ausgleich der freien positiven Reaktion etwas näher betrachten. Im folgenden Versuch i 10 wurde eine kräftige Pflanze mit vier Seitensprossen am intermittierenden Klinostat rotiert und registriert. Die positive Krümmung und beginnende Ausgleichung derselben wird in folgender Tabelle für die vier Sprosse angegeben <sup>1</sup>.

	0	2	4	7—8	22	30	42	54	66	74 St.
A I.....	0°	12°	24°	20°	24°	24°	23°	17°	20°	13°
(53°) II .....	— 9°	2°	17°	32°	38°	32°	39°	33°	33°	30°
Totalabl. ....	— 9°	14°	41°	52°	62°	56°	62°	50°	53°	43°
B I.....	0°	2°	—	13°	20°	11°	6°	6°	7°	6°
(51°) II .....	— 4°	0°	8°	20°	24°	25°	23°	15°	17°	13°
Totalabl. ....	— 4°	2°	(8°)	33°	44°	36°	29°	21°	24°	19°
C (66°) .....	0°	17°	9°	18°	27°	20°	16°	8°	—	2°
D (62°).....	8°	—	—	—	—	37°	30°	23°	18°	14°

Die positive Reaktion entwickelt sich ziemlich langsam, hält aber um so länger an, so dass zuletzt eine erhebliche Krümmung erreicht wird. Das Maximum wird nach 22—42 Stunden, also in einem bis zwei Tagen erreicht. Dann setzt sofort die rückläufige Bewegung ein, die — wie gewöhnlich — einen viel langsameren Gang hat. Nur ein Spross (C) war nach 3 Tagen fast geradegestreckt, er wies aber die geringste positive Krümmung auf (hatte auch den grössten Gleichgew.  $\wedge$  unter den vier Sprossen). Die übrigen waren im Verhältnis zur Maximalkrümmung noch beträchtlich gekrümmt. Wie mehrmals erwähnt, dauert es auch bei starker positiver Krümmung 10—14 Tage, ehe die Sprosse geradegestreckt sind. Bei so langsam stattfindendem Reaktionsausgleich gerät aber häufig die basale Zone aus der wachsenden Region und die Krümmung wird fixiert.

Das Abklingen wurde in mehreren Versuchen verfolgt. Ich beschränke mich auf noch ein Beispiel, und zwar mit langsamerem Ausgleich als im obigen Versuch. Im Versuch k 24 wurde eine kräftige Pflanze mit zwei etwa 10—12 Zm langen Sprossen untersucht. Sie hatten Gleichgew.  $\wedge$  von 60° (A) und 54° (B). Unten wird die Partialablenkung der Internodien I—III, von der Spitze gerechnet, und die Totalablenkung aufgeführt.

<sup>1</sup> Für A und B (die basalen, längeren Sprosse) wird die Partialablenkung der beiden jüngsten und des dritten Internodiums angegeben. C und D sind so kurz (3 Internodien) dass nur die Partialablenkung der Spitze gemessen wurde. Vgl. Fig. 9.



	0	24	48	72	96	120	144	192 St.
A I.....	0°	4°	14°	14°	8°	14°	9°	7°
II.....	— 11°	37°	51°	47°	39°	43°	30°	28°
III.....	0°	5°	12°	17°	15°	9°	12°	15°
Totalabl. ....	— 11°	46°	77°	78°	62°	66°	51°	50°
B I.....	0°	13°	—	4°	15°	13°	18°	16°
II.....	10°	43°	—	49°	35°	40°	37°	36°
III.....	10°	0°	—	8°	6°	13°	11°	18°
Totalabl. ....	20°	56°	—	61°	56°	66°	66°	70°

Da wir früher (S. 17 f.) das Abklingen der negativen Reaktion und soeben den Ausgleich der positiven Reaktion studiert haben, sind wir im Stande, die wich-



Fig 9. Versuch 10, S. 32.

tige Frage zu beantworten, *wie es kommt, dass am Klinostat nur die positive Reaktion, aber nicht die negative zum Vorschein kommt*. Diese Tatsache erscheint vor der Hand seltsam. Die beiden geotropischen Reaktionen wirken in der plagiotropen Lage zusammen und man sollte erwarten, dass dieses Gleichgewicht auch am Klinostat bestehen bliebe, dass also keine Krümmung entstände.

Vergleichen wir aber die Ausgleichsvorgänge der negativen und der positiven Reaktion, so finden wir, dass die erstgenannte viel schneller abklingt als die letztere. Ich stelle in folgender Tabelle die Geschwindigkeit der negativen und positiven Ausgleichung zusammen, in den Zeitabschnitten als sie den schnellsten Verlauf hat (dieser Zeitabschnitt folgt überall bald nachdem das Maximum erreicht ist) <sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Versuch a 1 (S. 17) wird nicht aufgeführt, weil die Krümmung zu alt ist, um in normaler Weise ausgeglichen zu werden. Bei noch längerer Induktion beginnt ja wiederum die positive Reaktion.

Negative Reaktion	{	Versuch b 87 A	Die Totalkrümmung geht zurück 23% in 5 Stunden
		› › B	› › › › 44% › 2 ›
		› c 86 A	› › › › 32% › 2 ›
		› › B	› › › › 30% › 2 ›
Positive Reaktion	{	› d 90	› › › › 48% › 4 ›
		Versuch i 10 A	› › › › 20% › 12 ›
		› › B	› › › › 18% › 8 ›
		› › C	› › › › 25% › 8 ›
		› › D	› › › › 19% › 12 ›
		› k 27 A	› › › › 21% › 24 ›

Aus dieser Zusammenstellung geht in klarster Weise hervor — obwohl die Individuenzahl sehr gering ist — dass die negative Reaktion durchschnittlich etwa 6-mal schneller abklingt als die positive Reaktion. Sind die beiden Reaktionen

in dem Augenblick, als ein normalgewachsener Spross auf den Klinostat gesetzt wird, gleich stark, so kann daher nur die positive Reaktion als Krümmung sichtbar werden. Die negative Reaktion muss aber das Auftreten der positiven Reaktion verspäten, sie äussert sich als anfängliche Hemmung der Krümmung<sup>1</sup>. Überblicken wir die Versuche, so finden wir tatsächlich, dass die positive Reaktion erst nach geraumer Zeit ihr Maximum erreicht (nach 1—3 Tagen). Die negative Krümmung hat einen viel schnelleren Verlauf, sowohl bei Dauerreizung (Kap. I) als am Klinostat (S. 17 f.). Das Krümmungsmaximum wird zumeist in wenigen Stunden erreicht.



Fig. 10.

Nun habe ich aber andernorts gezeigt (1917 a u. b), dass eine Reaktion, wenn sie in vollem Gange ist, eine entgegengesetzte Reaktion in Latenzzustand versetzen kann. Es ist also möglich, dass die positive Reaktion, als die anfängliche starke Hemmung seitens der negativen Reaktion vorüber ist, diese ganz unterdrückt, dass also keine einfache Summation vorkommt. Leider ist es schon theoretisch eine Unmöglichkeit, die positive Reaktion zu induzieren, ohne gleichzeitig eine negative Reaktion zu induzieren (das Umgekehrte gelingt ja unschwer). Der Verlauf der reinen positiven Reaktion ist also unbekannt. Eine einfache Überlegung lehrt aber, dass sie höchstwahrscheinlich der negativen Bewegung sehr ähnlich ist<sup>2</sup>. Denn sonst wäre es nicht möglich, dass beide einander so in Schach halten können, dass in der Normallage keine Krümmung entsteht.

<sup>1</sup> Die positive Krümmung am Klinostat beginnt selten an der Spitze sondern an der Mitte des Sprosses. Die scharfe Krümmung der Spitze wird erst nach vielen Stunden erreicht.

<sup>2</sup> Man vergleiche hierzu auch die am Anfang des folgenden Kapitels mitgeteilten Befunde.

Für ein zeitweises Unterdrücken der negativen Reaktion seitens der positiven spricht eine Beobachtung, die ich in vereinzelt Fällen an klinostatierten Pflanzen gemacht habe, dass nämlich nach dem Geradestrecken der Spitze eine schwache Gegenkrümmung in negativer Richtung hervortritt (siehe Fig. 10). Die Figur stellt die Gipfel einer 8 Tage klinostatierten Pflanze vor. Die Seltenheit dieser Erscheinung wird ja aus dem oben Dargelegten verständlich, denn zumeist klingt die negative Reaktion völlig ab, ehe die Spitze gerade wird. Ein regelmässiges Hin- und Herpendeln der Sprossspitze, ähnlich wie bei den Nebenwurzelspitzen (1917 a Kap. VI), habe ich nicht beobachtet. (Über das Zusammenwirken der Reaktionen siehe auch S. 43.)

---

#### KAP. IV.

### Weiteres über das Zusammenwirken der negativen und positiven Reaktion und über die plagiotrope Gleichgewichtslage.

#### Die tonische Wirkung der basiskop und akroskop gerichteten Schwerkraftkomponente.

Diejenigen Reizvorgänge, die die plagiotrope Lage bedingen, sind nur auf indirektem Wege erforschbar. Da wir im Kap. I bewiesen haben, dass die Seitensprosse negativ geotropisch sind, so folgt hieraus, dass in der Normallage eine Gegenreaktion tätig sein muss. Im Kap. II haben wir nachgewiesen, dass diese Gegenreaktion positiver Geotropismus ist. Die positive Reaktion hat eine längere Induktionszeit, aber auch eine längere Abklangszeit als die negative Reaktion. Hieraus folgt wiederum, dass am Klinostat nur die positive Reaktion hervortritt, obwohl anfangs durch die negative Reaktion gehemmt. Nun haben wir auch im Kap. I bewiesen, dass den Seitensprossen keine andere geotropische Empfindlichkeit (etwa Transversalgeotropismus) zukommt als positiver und negativer Geotropismus. Ferner habe ich nachgewiesen, dass umgekehrte Pflanzen und solche in Flankenstellung sich genau so wie aufrechte Pflanzen verhalten, woraus erhellt, dass keine inneren Richtungsreize beim Zustandekommen der Plagiotropie betätigt sind oder zu sein brauchen (vgl. unten). Hieraus folgt wiederum, dass die negative und positive Reaktion in der Gleichgewichtslage gleich stark sind.

Eine einfache Überlegung lehrt aber, dass die Plagiotropie durch Hinweis auf die zusammenwirkenden positiven und negativen Reaktionen nicht erklärt wird. Die beiden geotropischen Reaktionen hängen höchstwahrscheinlich in gleichem Grade vom Reizwinkel ab. Die Giltigkeit des Sinusgesetzes für die positive Reaktion lässt sich freilich schwerlich exakt beweisen, die im vorhergehenden Kapitel mitgeteilten Versuche zeigen aber wiederholt, dass die positive Reaktion stärker wird, wenn der Reizwinkel sich  $90^\circ$  nähert. Würde also die Plagiotropie nur auf dem Zusammenwirken der beiden geotropischen Reaktionen beruhen, so würde jeder Neigungswinkel Gleichgewichtslage sein. Denn in jeder Lage wären die positive und die negative Reaktion gleich stark. Es würde eine inkonstante Plagiotropie resultieren, etwa derjenigen ähnlich die wir später im zweiten Abschnitt bei Baumtrieben werden kennen lernen. Nun wissen wir aber, dass jeder *Coleus*-Spross eine ganz bestimmte geotropische Gleich-

gewichtslage hat, zu welcher er, wenn aus derselben verrückt, wiederzukehren bestrebt ist. Noch ein Faktor muss also hier tätig sein. Es ist nunmehr unsere Aufgabe, ihn aufzusuchen.

Wird ein Spross aus der Normallage in eine steilere Lage versetzt (Gleichgew.  $\wedge$  bis  $+90^\circ$ ), so tritt — wie schon S. 8 erwähnt — unfehlbar eine Konvexkrümmung ein, durch welche er die ursprüngliche Lage bald wieder erreicht. Vor allem wichtig ist hierbei meine Beobachtung, dass die Konvexkrümmung sehr schnell beginnt. Ihr Verlauf erhellt am besten aus dem schon in Fig. 4 teilweise dargestellten Versuch, wo zugleich der opponierte Spross eine negative Bewegung ausführte. Ich

stelle die Ablenkung der beiden Sprosse in Fig. 11 graphisch (nach stündlicher Registrierung im Dunkeln) dar. Schon nach einer Stunde beginnt, wie man sieht, die Konvexkrümmung mit voller Geschwindigkeit. Zu ähnlichen Resultaten bin ich in anderen registrierten Versuchen dieser Art gekommen. Was lehrt nun dies?

Am Schluss des vorhergehenden Kapitels verfolgten wir die am Klinostat auftretende Konvexkrümmung. Sie hatte einen bedeutend langsameren Verlauf<sup>1</sup> und ich führte dies auf die hemmende Wirkung der negativen Reaktion zurück. Wenn nun in  $+90^\circ$  die Konvexkrümmung so schnell einsetzt, so beruht dies folglich höchstwahrscheinlich auf dem Wegfall der Hemmung, also darauf,

dass in dieser Lage die negativ geotropische Reaktion ausbleibt. In der  $+90^\circ$ -Lage bekommen wir daher die positive Reaktion ziemlich rein zu sehen, und finden die S. 34 ausgesprochene Vermutung bestätigt, dass ihr Verlauf mit dem der negativen Reaktion völlig übereinstimmt.

Die starke Schwächung der negativen Reaktion in  $+90^\circ$  wird durch verschiedene Versuche bestätigt, die ich zur Prüfung dieser wichtigen Frage angestellt habe. Ich teile im folgenden nur zwei mit. Im Versuch a 226 wurde ein Seitenspross vor dem Vertikalstellen eine Stunde in  $0^\circ$  gereizt. Ich gebe die Totalablenkung der Spitze an.

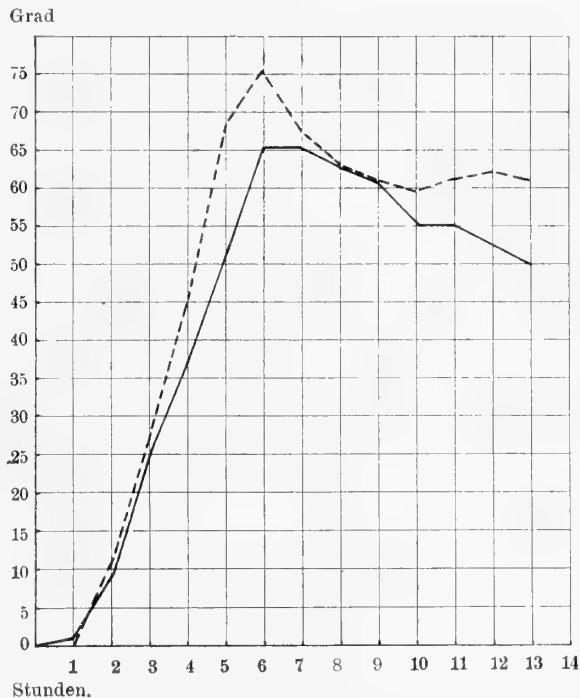


Fig. 11. (--- Konvexkrümmung)

<sup>1</sup> Sie beginnt namentlich später als in  $+90^\circ$ .

0—1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11 St.
	0°	—7 1/2°	—1°	12 1/2°	29°	41°	43°	40°	37°	34°
	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21 St.
	28°	26°	24°	21°	20°	21°	19°	17°	16°	16°

Die anfangs hervortretende negative Reaktion wird schnell überwunden und die positive Reaktion wird so heftig, dass sie die Gleichgewichtslage weit überschreitet. — In einem andern Versuch wurde intermittierend in Gleichgewichtslage und  $+90^\circ$  gereizt,  $\frac{1}{2}$  Stunde in jeder Lage. Der jeweilige Gleichgew.  $\wedge$  der Sprossspitze (der Spross war 12—15 Zm. lang) wird hier angegeben.

0	2	3	4	5	6	7	8	20 St.
61°	60°	55°	55°	54°	54°	55°	53°	51°

Hier findet eine schwache Senkung des Sprosses statt. Allem Anschein nach beruht sie auf der intermittierenden Hemmung der negativen Reaktion in der  $+90^\circ$  Lage. Da der Aufenthalt jedes Mal nur eine halbe Stunde dauerte, so kann das Abklingen nicht sehr beschleunigt sein. Die Senkung ist ja auch sehr gering. Dieser Versuch lehrt zugleich, dass die Hemmung der negativen Reaktion eine gewisse Zeit in Anspruch nimmt. Wählt man längere Intervalle, fällt die freigewordene positive Reaktion entsprechend grösser aus. In einem Versuch mit einstündigen Intervallen senkte sich der Spross schon in zwei Stunden  $19^\circ$ .

Aus den mitgeteilten Versuchen erhellt, dass die in der Längsrichtung des aufrechtstehenden Sprosses wirkende Schwerkraft die negativ geotropische, nicht aber die positive Reaktion hemmt. Nach dem sonst über derartige Hemmungswirkungen Bekannten (RISS 1913, LUNDEGÅRDH 1917) dürfte bei schräg aufwärtsgerichteter Lage die in der Längsrichtung des Sprosses laufende Komponente der Schwerkraft die negative Reaktion hemmen. Die Hemmungswirkung muss folglich mit der Vergrösserung des Neigungswinkels abnehmen. Wir sind also jetzt im Stande, die Sprossplagiotropie in folgender Weise zu erklären:

In der  $0^\circ$ -Lage findet Krümmung nach aufwärts statt. Diese negative Bewegung braucht aber nicht zu bedeuten, dass die negative Reaktion überhaupt stärker ist als die positive. Denn sie hat eine kürzere Präsentationszeit. In einem Spross, der aus dem normalen Gleichgew.  $\wedge$  in  $0^\circ$  versetzt wird, wird die negative Reaktion daher anfangs — dem jetzt grösseren Sinuswert entsprechend — rascher verstärkt als die mit sehr langer Präsentationszeit begabte positive Reaktion. Sie ist also der letzteren temporär überlegen. — Ob sie aber auch bei dauernder Reizung stärker als die positive Reaktion ist, kann ich nicht sagen. Die experimentellen Schwierigkeiten für die Beantwortung dieser Frage sind sehr gross. — Der Aufwärtskrümmung wird nun aber eine Grenze gesetzt dadurch, dass die Längskomponente der Schwerkraft die negative Reaktion um so stärker hemmt, je steiler

die Neigungslage wird. Diese Hemmung habe ich oben für  $+90^\circ$  direkt bewiesen. Eine einfache Überlegung lehrt auch, dass das Aufhören der Bewegung in einen bestimmten Neigungswinkel nicht etwa darauf beruhen kann, dass die positive Reaktion allmählich stärker geworden ist. Denn die Aufwärtskrümmung geht so rasch, dass sie binnen der positiven Präsentationszeit schon längst vorüber ist. Wegen der immer stärker werdenden Hemmung der Aufwärtskrümmung seitens der Längskraft bleibt der Spross in plagiotroper Lage, die also einen Resultanten zwischen drei verschiedenen, durch die Schwerkraft ausgelösten Vorgängen darstellt.

Dass die Hemmungswirkung der Längskomponente allein nicht ausreicht, um in Verbindung mit negativem Geotropismus die Plagiotropie zu erklären, erhellt aus dem in Kap. I Mitgeteilten. Der negative Geotropismus ist zumeist so kräftig (oder die Hemmung so schwach), dass längere Zeit klinostatierte Sprosse eine völlige Aufrichtung in die Vertikale erfahren. Nicht selten fanden wir aber, dass die Lotlage nicht ganz erreicht wurde, ja die Krümmung hörte bisweilen schon bei  $+60^\circ$  auf. Ich erwähnte an betreffender Stelle schon, dass die Längskomponente eine beitragende Ursache dieses schwankenden Verhaltens sein dürfte. Die Plagiotropie kann selbstverständlich auch in anderer Weise zustandekommen. Bei überhaupt schwachem Geotropismus kann z. B. der Autotropismus eine merkbare Rolle spielen und ein Einstellen in den »Eigenwinkel« bewirken. Es hat jedoch keinen Zweck, diese und andere Möglichkeiten hier auszumalen (vgl. Abschn. II).

Die oben geschilderte Kompliziertheit der für die Plagiotropie verantwortlichen Reizvorgänge ist nicht einzig dastehend. In einer vorhergehenden Arbeit (1917 a u. b) habe ich über ähnliche Verhältnisse bei den Nebenwurzeln berichtet. Auch die Wurzeln reagieren positiv und negativ geotropisch und die Längskomponente der Schwerkraft hemmt die eine Reaktion — hier die positive — nicht aber die andere. Bei den Nebenwurzeln ist aber die hemmende Wirkung der Längskomponente so stark, dass durch sie allein die plagiotrope Lage bedingt wird. Der negative Geotropismus ist hier auch so schwach, dass er an und für sich keine nennenswerte Hemmung der positiven Reaktion verursachen kann.

Die Konvexkrümmung in den steilen Neigungslagen bis  $+90^\circ$  beruht also auf der Hemmung der negativen Reaktion. Wenn man den Spross in Winkeln grösser als  $+90^\circ$  bis positive Inverslage ( $90^\circ + \text{Neigungs} \wedge$ ) stellt, so findet auch Konvexkrümmung statt. Auch diese Krümmung ist positiv, denn der vorhandene negative Reaktionszustand wird durch die neue, entgegengesetzte Reizung neutralisiert. Der *vorhandene* positive Reaktionszustand wird dagegen so langsam durch eine neue positive Reizung neutralisiert, dass die Konvexkrümmung den Spross schon aus der Reizlage hinausgebracht hat, ehe die Gegenreaktion merkbar wird. Die Bewegung setzt daher fort, bis die Normallage wieder erreicht ist. Über die Vertikale hinaus bewegt sich auch der in  $\pm 180^\circ$  gelegte Spross. Hier wird die Krümmung durch die neuinduzierte negative Reaktion beschleunigt.

Als ich sagte dass die geschilderten Konvexkrümmungen nach dem Erreichen der Normallage aufhören, so ist hinzuzufügen, dass der Spross erst nach mehreren Schwingungen um die Gleichgewichtslage zur Ruhe kommt. Hier, wie überall, schlägt die Bewegung zunächst über den Ziel hinaus. Wir beobachten dies in dem in Fig. 11 dargestellten Versuch und im Versuch 226 (S. 38). Dies ist leicht verständlich. Denn die negative Reaktion ist ja gehemmt und die positive Nachwirkung setzt so lange fort, bis ihr durch eine neuinduzierte negative Reaktion eine Grenze gesetzt wird. Und diese Neuinduktion nimmt immer etwas Zeit in Anspruch. Unterdessen wird die Gleichgewichtslage überschritten. Die anwachsende negative Reaktion bewirkt aber bald ein Zurückkehren usw., bis die zusammenwirkenden Impulse einander völlig aufheben. — Ähnliche Überkrümmungen werden bei der Aufwärtskrümmung eines in  $0^\circ$  gelegten Sprosses (siehe Fig. 11, ausgezogene Kurve) beobachtet.

Das Verhalten der Sprosse in den beiden  $+$  Quadranten ( $+ 0^\circ$  bis  $+ 180^\circ$ ) und am Flankenklinostat wird — ich hoffe dies hinreichend klar bewiesen zu haben —



Fig. 12.

restlos aufgeklärt durch drei Reizvorgänge: Eine negativ geotropische Reaktion mit langer Präsentations- und Abklangszeit, eine diese Reaktion hemmende, durch die Längskomponente der Schwerkraft ausgelöste tonische Reaktion, und eine positiv geotropische Reaktion mit sehr langer Präsentations- und Abklangszeit. Wie benehmen sich nun die Sprosse in den  $-$  Quadranten ( $- 0^\circ$  bis  $- 180^\circ$ )?

Schon vorher habe ich beiläufig erwähnt dass das Verhalten der Sprosse hier ein wesentlich anderes ist als in den oberen Quadranten. Um gleich einen instruktiven Fall ins Auge zu fassen, sei zuerst das Benehmen eines in den negativen Gleichgew.  $\wedge$  gestellten Sprosses geschildert. Er krümmt sich ausnahmslos aufwärts (Fig. 12). Auch wenn der Spross intermittierend in positivem und negativem Gleichgew.  $\wedge$  gereizt wird, krümmt er sich aufwärts. Im Versuch 88 blieb er eine Stunde in jeder Lage ( $+ 55^\circ$  und  $- 55^\circ$ ). Die Sprossspitze hob sich schon nach einer Stunde um  $12^\circ$ . Dann wurde selbstverständlich die Krümmung immer stärker, weil ja die Reizwinkel eine Verschiebung erfuhren.

Über die Ursachen der Aufwärtskrümmung aus dem negativen Gleichgewichtswinkel ist folgendes zu sagen. In der normalen Gleichgewichtslage wird die negative Reaktion durch die hemmende Wirkung der »Längskraft« auf den Betrag der positiven Reaktion gehalten: die Reaktionen sind gleich stark. Wird nun der Spross unter die Horizontale inkliniert, so fällt offenbar die Hemmung der negativen Reaktion weg. Die Abklangszeit der Hemmungsreaktion (»Metatonus« vgl. LUNDEGÅRDH 1917 b S. 41) habe ich nicht bestimmt, es liegt jedoch keinen Grund vor anzunehmen, dass sie sich in dieser Hinsicht von dem an Wurzeln beobachteten Metatonus unterscheidet, für den ich ein sehr schnelles Ab-



klingen gefunden habe. Unter der Horizontallage dürfte also die negative Reaktion ziemlich rasch die volle Höhe erreichen und muss folglich über die positive Reaktion dominieren. Wir bekommen folglich eine Aufwärtskrümmung, obwohl der Sinuswert unverändert ist. Die Reaktionszeit hängt natürlich vom Abklingen des Metatonus und von der Stärke der reinen negativen Reaktion im Vergleich zur positiven Reaktion ab. Tatsächlich lässt die Krümmung recht lange auf sich warten.

Eine Krümmung nach aufwärts findet auch in steileren Lagen als dem negativen Neigungswinkel statt. Sogar in  $-72^\circ$  bis  $-82^\circ$  habe ich ziemlich rasche Aufwärtskrümmung bekommen ( $15^\circ$  à  $20^\circ$  in 2 Stunden). Etwa bei  $-90^\circ$  ist aber ein Wendepunkt, indem hier sowohl positive als negative Krümmung stattfinden kann. Am häufigsten findet — nach meinen zahlreichen Versuchen — Konvexkrümmung (also positive Krümmung) statt. Diese tritt aber zumeist nach längerem »Zögern« auf; der Spross bleibt während einer bis mehrerer Stunden gerade, bis eine schwache Konvexität hervortritt, die natürlich bald (durch Neuinduktion) stärker wird. Ich stelle die Ergebnisse einiger Versuche in folgende Tabelle zusammen.

Versuch	Gleichgew. $\angle$	Ablenkung nach	0	1	2	3	4	5	6 St.
68	$40^\circ$	(Spross gerade)	$0^\circ$		$0^\circ$		$+20^\circ$		
76	$60^\circ$	(Sprossspitze) <sup>1</sup>	$+14^\circ$		$+12^\circ$		$+2^\circ$		$-0^\circ$
77	$52^\circ$	(Sprossspitze) <sup>2</sup>	$+22^\circ$	$+33^\circ$	$+87^\circ$				
81	$45^\circ$	(Spross gerade) <sup>3</sup>	$0^\circ$			$+14^\circ$		$+34^\circ$	
83	$55^\circ$	(Spross fast gerade) <sup>3</sup>	$-3^\circ$	$-3^\circ$	$-4^\circ$	$-4^\circ$			
99	$15^\circ$	(Spross gerade)	$0^\circ$	$0^\circ$				$+28^\circ$	
101	$60^\circ$	(Spross gerade)	$0^\circ$						$-40^\circ$
104	$54^\circ$	(Spross gerade)	$0^\circ$	$-1^\circ$	$0^\circ$	$+4^\circ$	$+8^\circ$	$+12^\circ$	
105	$50^\circ$	(Spross gerade)	$0^\circ$		$+2^\circ$				
108	$50^\circ$	(Spross gerade)	$0^\circ$		$+5^\circ$				
112	$52^\circ$	(Spross gerade)	$-2^\circ$		$+0^\circ$				

Konkavkrümmung findet also nur in 3 von 11 Fällen statt. Dass aber hier ein »Wendepunkt« vorliegt, ist unzweideutig, namentlich wenn man an die prompt eintretende Konvexkrümmung in  $+90^\circ$  und am Klinostat denkt. Sehr wahrscheinlich kommt also in  $-90^\circ$  ein neuer Faktor hinzu, und es liegt ja nahe zur Hand, an die in der Längsrichtung des Sprosses akroskop wirkende Schwerkraft

<sup>1</sup> Gemessen wurde die jeweilige Lage der etwa 2 Zm. langen Spitze. Der untere etwa 10 Zm. lange Spross teil stand in  $+5^\circ$  ( $+85^\circ$ ) und die anfängliche Krümmung wurde von ihr ausgeführt. Erst nach 6 Stunden begann sich die Spitze zu krümmen, auch in negativer Richtung.

<sup>2</sup> Der untere Teil (bis etwa 3 Zm. von dem Scheitel) stand in  $-90^\circ$  und fing die Krümmung an (die Spitze wurde also hier wie im vorigen Versuch zunächst passiv mitbewegt).

<sup>3</sup> Der Spross war von dritter Ordnung.

zu denken, um so mehr als bei Coleoptilen (BREMEKAMP 1915) und Wurzeln (LUNDEGÅRDH 1917 a) eine tonische Wirkung dieser Kraftkomponente nachgewiesen ist.

Das sichtbare Resultat von der Tätigkeit der längsgerichteten Schwerkraft ist eine Hemmung der positiven Reaktion. Wäre nämlich  $-90^\circ$  eine reizlose Lage, so sollte sich der Spross wie am Flankenklinostat verhalten, d. h. eine entschiedene Konvexkrümmung erfahren. Das schwankende Verhalten in  $-90^\circ$  deutet also auf ein Zurücktreten der positiven Reaktion zu gunsten der negativen hin. Betreffs der Ursachen dieses Umschlags sind zwei Möglichkeiten denkbar: Die negative Reaktion wird begünstigt oder die positive Reaktion wird gehemmt. Ausserdem könnte natürlich gleichzeitig ein Beeinflussen beider Reaktionen in verschiedener Richtung stattfinden. Eine Entscheidung zwischen diese Möglichkeiten zu treffen ist nicht leicht. Ich will aber hervorheben, dass die Tatsachen durch die erste Möglichkeit hinreichend erklärt werden. Ich behaupte also vorläufig, dass die akroskope Längskomponente ein rasches Aufheben der Hemmungswirkung der basiskopen Längskomponente bewirkt, so dass die negative Reaktion indirekt begünstigt wird. Ein solches Aufheben einer Hemmung ist natürlich als Gegenreaktion, also Beschleunigung aufzufassen. Ob die akroskope Längskomponente auch direkt (also an vorher der basiskopen Komponente nicht ausgesetzten Sprossen) reaktionsbegünstigend, d. h. anatonisch, wirken kann, vermag ich nicht zu sagen.

Am Flankenklinostat erfahren normalgewachsene Sprosse deshalb ausnahmslos eine positive Krümmung, weil die negative Reaktion in der Normallage durch die Tätigkeit der basiskopen Längskomponente auf den Betrag der positiven Reaktion gehalten wird und weil am Klinostat diese Hemmung nicht aufgehoben wird, sondern die negative Reaktion abklingt, ohne jemals die positive Reaktion überwunden zu haben. Infolge ihres schnelleren Abklingens wird sie im Gegenteil von dieser besiegt. In  $-90^\circ$  wird dagegen die Hemmung der negativen Reaktion durch Anatonus schnell aufgehoben, sie kann daher, bevor sie abklingt, gegen die positive Reaktion mit etwas grösserem Erfolg als am Klinostat kämpfen. Zuweilen überwindet sie sogar die Gegenreaktion und wir bekommen eine negative Krümmung, zumeist siegt jedoch zuletzt, obwohl nach längerem Zögern, die positive Reaktion. Um die Tatsachen zu erklären brauchen wir also nicht, wie man sieht, ein Hemmen der positiven Reaktion anzunehmen.

Der durch die akroskope Längskomponente bewirkte Anatonus der negativen Reaktion tritt noch klarer bei intermittierender Reizung in die Normallage und  $-90^\circ$  hervor. Ich habe eine Reihe Versuche gemacht, wo der Spross eine halbe Stunde in jeder Lage harrete. Die Registrierungsprotokolle zeigen, dass nach einigen Stunden ausnahmslos eine Aufwärtskrümmung des Sprosses sichtbar wird. Während des Aufenthaltes in  $-90^\circ$  wird also die in der Normallage aufgezwungene Hemmung der negativen Reaktion aufgehoben und sie kann die positive Reaktion überwinden und eine steilere Neigungslage bewirken. Ich lasse die Protokollauszüge einiger Versuche folgen.

Versuch	Gleichgew. $\angle$	Ablenkung nach	0	1	2	3	4	5 St.
78	50°	(Spross etwa 10 Zm. lang u. gerade)	0°	—	—	— 3°	—	— 8°
80	70°	(15 Zm. lang, Spitze — 12° gekr.)	0°	— 1°	— 2°	— 2°	— 3°	— 4°
84 <sup>1</sup>	63°	(8 Zm. lang und gerade)	0°	0°	— 3°	— 8°	— 18°	—
107	49°	(8 Zm. lang, Spitze + 12° gekr.)	0°	— 2°	— 6°	— 5°	— 7°	—

Nachdem die negative Bewegung einmal begonnen hat, wird sie selbstverständlich durch Neuinduktion immer stärker. Der immerhin sehr langsam eintretende Bewegungsanfang deutet darauf hin, dass die Überlegenheit der negativen Reaktion schwach ist. Tatsächlich braucht man die Winkel nur um einige Grad zugunsten der positiven Reaktion zu verschieben, um eine positive Krümmung zu bekommen. In einem Versuch wurde intermittierend in Normallage (+ 60°) und — 100° gereizt. Die unter 10° angreifende Schwerkraft müsste hier eine im Sinn der positiven Reaktion gehende negative Neuinduktion bewirken. Und dass diese schwache Induktion hinreichend war, um das Dominieren der in der Normallage induzierten negativen Reaktion zu vereiteln, zeigt das Ergebnis des Versuchs: Nach zwei Stunden war eine positive Krümmung deutlich sichtbar. Eine positive Krümmung bekam ich auch in einem Versuch, wo intermittierend in einigen Grad über der Gleichgewichtslage (diese war 60°) und — 90° gereizt wurde. Nach vier Stunden war die Sprossspitze + 10° abgelenkt. Die Versuche mit intermittierender Reizung bestätigen also völlig die Ergebnisse der Versuche mit Dauerreizung in — 90°.

Wenn in den zuletzt erwähnten Versuchen mit intermittierender Reizung in Normallage und — 100° eine positive Bewegung auftritt, so muss selbstverständlich eine solche in stärkerem Grad z. B. bei Intermittenz in Normallage und Inverslage (180°-Normal) auftreten. Meine Versuche bestätigen dies. Ob hierbei die tonischen Wirkungen der positiven und der negativen Lagen einander kompensieren, kann ich nicht bestimmt sagen. Meine diesbezüglichen Versuche zeigen, dass die positive Reaktion hier, wie am Flankenklinostat, sich langsam entwickelt.

Ehe ich dieses Kapitel schliesse, will ich noch einige Versuche erwähnen, die geeignet sind, das Zusammenwirken der beiden geotropischen Reaktionen zu beleuchten.

In der Gleichgewichtslage sieht man dem Sprosse nicht direkt an, dass in ihm zwei antagonistische Reaktionen tätig sind. Erst das Verhalten des Sprosses unter verschiedenen, oben dargelegten, experimentellen Bedingungen beweisen den dynamischen Charakter der Gleichgewichtslage. Meine Studien über die Bewegungen der Wurzeln haben die Annahme gezeitigt, dass zwei antagonistische gleich starke Reaktionszustände einander das Gleichgewicht halten, wenn sie gleichzeitig wirken. Das Resultat wird selbstverständlich keine absolute Bewegungslosigkeit des Organs (ich denke hier nur an die Krümmungsbewegung; dass das Wachstum durch antagonistische Reize befördert werden kann, ist ja aus dem Verhalten der Grasknoten bekannt);

<sup>1</sup> Die Lagen waren in diesem Versuch etwa + 66° und — 94°.

sondern man hat sich das Gleichgewicht regulativ vorzustellen, d. h. als eine Reihe unscheinbarer Oszillationen. Wenn aber die eine Reaktion zeitlich oder sonst einen Vorsprung oder eine Verstärkung erfährt, so kann sie eine relativ viel stärkere Krümmungswirkung dadurch entfalten, dass sie die antagonistische Reaktion temporär unterdrückt, d. h. in eine Art von latentem Reaktionszustand versetzt. Eine Reaktion kann m. a. W. katonisch auf eine andere wirken, und diese Tatsache hat offenbar eine sehr grosse Bedeutung für die Beurteilung komplexer Reaktionsvorgänge. Man kann z. B. deswegen nicht ohne weiteres behaupten, dass eine Bewegung den Resultanten zwischen allen in dem Organ vorhandenen Reaktionszuständen darstelle. Inwiefern eine Summation von Reaktionsvorgängen stattfindet oder nicht, bleibt aber von Fall zu Fall zu untersuchen; allgemeingültige Regeln lassen sich hier nicht aufstellen (ich erinnere z. B. an das noch überaus dunkle Problem vom Zusammenwirken des Geotropismus und Phototropismus).

Dass eine einfache Summation bei gleichartigen tropistischen Reizen vorkommt, hat schon FITTING (1905) gezeigt. Wenn man intermittierend in zwei zu einander senkrechten Ebenen geotropisch reizt, so nimmt das Organ (Wurzeln, Epikotyle) eine resultierende Lage ein. Gleiches gilt für Seitensprosse, die mit der einen Flanke nach unten gelegt werden. Wie schon S. 30 erwähnt richtet sich die Spitze nicht negativ geotropisch auf, sondern unterliegt gleichzeitig der alten positiven Reaktion, so dass ihre schliessliche Lage einen Resultanten zwischen beiden Bewegungsimpulsen darstellt. In der Flankenstellung setzt ja allmählich eine Konvexkrümmung ein. Gleichzeitig induziert die Schwerkraft senkrecht auf diese Ebene eine negativ geotropische Bewegung. Wie meine Versuche zeigen, beginnt diese Hebung etwa gleichzeitig mit der Konvexkrümmung. Die schliessliche Lage der Sprossspitze wird deshalb plagiotrop, obwohl zumeist in einer etwa senkrecht zu der ursprünglichen stehenden Ebene (die Lage des neuen Planes beruht natürlich auf der Stärke der positiven Nachwirkung; zumeist geht die Konvexkrümmung bis zu etwa  $90^\circ$ ; vgl. Fig. 8). Und bald wird hier auch eine neue positive Reaktion erzeugt, durch welche die plagiotrope Lage erhalten wird (S. 30).

In diesem Falle findet also Summation von zwei verschiedenartigen aktiven Krümmungsreaktionen statt. Die beiden Reaktionen wirken nicht in einem Plan, sondern unter rechten Winkeln, sie sind also räumlich getrennt. Die Summation überrascht deshalb nicht. Komplizierter wird aber das Zusammenwirken, wenn die antagonistischen Reaktionen in einem Plan wirken. Und eben in diesem Fall dürfte die eine Reaktion die andere ganz unterdrücken können. Ich habe schon bei der Besprechung der am Klinostat auftretenden Konvexkrümmung die Vermutung ausgesprochen, dass die spät abklingende positive Reaktion die schnell abklingende negative Reaktion allmählich unterdrückt. Umgekehrt kann die negative Reaktion, wenn sie einen Vorsprung bekommt, die positive Reaktion in Latenzzustand versetzen.

Wenn ein normalgewachsener Spross in  $0^\circ$  gelegt wird, so findet die Aufwärtskrümmung tatsächlich etwa gleich schnell statt als bei einem längere Zeit klinostatierten Spross, obwohl in dem ersteren eine starke antagonistische (positive) Reaktion vorhanden ist. Das Dominieren der negativen Reaktion tritt klar zu Tage, wenn die Pflanze nach Vorreizung in  $0^\circ$  auf den Flankenklinostat gebracht wird. Ich werde einige solche Versuche schildern.

Versuch	Vorreizung während	Ablenkung nach															
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15 St.
108 A B	6 Stunden	0°	—	—	—	—	—	—43°	—44°	—42°	—41°	—43°	—37°	—36°	—32°	—28°	—23°
	„ „	0°	—	—	—	—	—	—72°	—74°	—78°	—70°	—68°	—61°	—58°	—54°	—49°	—45°
109	5 Stunden	0°	0°	—5°	—15°	—19°	—21°	—21°	—24°	—29°	—30°	—24°	—19°	—18°	1	—	—
110	3 Stunden	0°		—2°	—14°	—	—32°	—25°	+14°	+21°	+27°	+30°	+31°	—	—	—	—

Erst nach geraumer Zeit kann also die positive Reaktion wieder zum Vorschein kommen. In welcher Ausstreckung die antagonistischen Reaktionen zusammenwirken (z. B. beim Abklingen der negativen Bewegung) oder die eine von der anderen ganz unterdrückt wird (während des Aufwärtskrümmens) kann selbstverständlich nur durch umfassende vergleichende Studien entschieden werden.

Schon durch den Aufenthalt in  $-90^\circ$  wird die negative Reaktion in einzelnen Fällen so begünstigt, dass sie die positive Reaktion aufhalten kann. In mehreren der S. 41 aufgeführten Versuche wurden die Pflanzen nachher an den Flankenklinostat gebracht. Im Versuch 101 dauerte es 22 Stunden bis die positive Reaktion wieder zum Vorschein kam. Hier war ja auch die negative Krümmung erheblich ( $-40^\circ$ ). In den meisten Versuchen brachte es aber schon während des Aufenthalts in  $-90^\circ$  die positive Reaktion zur Herrschaft und die Konvexkrümmung setzte dann am Klinostat unmittelbar fort. So in den Versuchen 104, 105, 108 und 112.

Bei dem Abwechseln der beiden Reaktionen entstehen sehr selten S-förmige Krümmungen (vgl. unten S. 47). Der Krümmungsbogen wird abgeflacht und schlägt nach einem geraden Indifferenzstadium in eine entgegengesetzte Krümmung über. Dies ist ein direkter Beweis dafür, dass die sensible und motorische Phase der antagonistischen Reaktionen praktisch an identischem Ort lokalisiert ist.

Die im Vorgehenden geschilderten Versuche geben noch ein klares Beispiel auf die Tatsache (vgl. LUNDEGÅRDH 1917), dass verschiedene Reaktionszustände eine weitgehende gegenseitige Unabhängigkeit besitzen, obwohl die sichtbaren Reaktionen einander ebenso weitgehend beeinflussen. Es bleibt deshalb notwendig,

<sup>1</sup> Nach 24 Stunden ist der Spross gerade gestreckt; nach 48 Stunden zeigt er schwache positive Reaktion; nach 72 Stunden starke positive Reaktion.

Reaktionszustand als »potentielle Reaktion« von Bewegung als »aktuelle Reaktion« zu unterscheiden. Die positive Reaktion kann, wie wir gesehen haben, tagelang völlig unterdrückt sein; sie kommt jedoch früher oder später (innerhalb der Abklangszeit) wieder zum Vorschein, als die negative Reaktion ihrerseits unterdrückt wird.

---

## KAP. V.

### Komplizierte Orientierungsbewegungen inversgestellter Sprosse Wie klinostatgewachsene Sprosse plagiotrop werden. Das Verhalten der Hauptsprosse.

In vorhergehenden Kapiteln habe ich die Ursachen der Orientierungsbewegungen in verschiedenen Lagen analysiert. Über den Bewegungsvorgang selbst ist im Allgemeinen nichts weiteres zu sagen, als dass er in gewohnter Weise fortschreitet und nach Abflachung des Krümmungsbogens an der Basis fixiert wird. Eine Ausnahme bildet jedoch der Orientierungsvorgang steil abwärts gestellter Sprosse. Diese führen in der Regel recht komplizierte Bewegungen aus (äusserlich betrachtet), ehe sie die Gleichgewichtslage endlich erreichen. Der Vollständigkeit halber werden wir nun diese Bewegungen etwas näher betrachten.

Im Versuch 68 wurde ein etwa 6 Zm. langer Spross in  $-90^\circ$  gestellt. Nach einiger Zeit fing seine Spitze eine Konvexkrümmung an (vgl. die Tabelle S. 41). Nach fünf Stunden war sie um etwa  $90^\circ$  gekrümmt; die äusserste Spitze stand horizontell. Zugleich begann aber die Basis eine Konkavkrümmung, die nach 5 Stunden  $8^\circ$ , nach 24 Stunden  $12^\circ$  stark war (siehe Fig. 13 a). Schon nach fünf Stunden war es aber klar, dass die Spitze zugleich eine seitliche Krümmung erfuhr. Der Spross wurde also von drei Bewegungsimpulsen beherrscht: 1. an der Spitze eine positive (später auch negative) Krümmung in der alten Ebene und 2. eine neue negative Krümmung etwa senkrecht zu dieser; 3. eine negative Krümmung der Basis. — Alle diese Bewegungen schritten fort. Nach 48 Stunden war die Spitze in der neuen Ebene ( $\perp$  zur alten) schwach nach aufwärts gekrümmt; die Basis war jetzt um  $35^\circ$  abgelenkt. Zu dieser Zeit fing aber die Spitzenkrümmung an, sich nach der Basis hin zu verbreiten, wodurch selbstverständlich die Spitze eine schräge Stellung in der entgegengesetzten Richtung bekam. Nach 72 Stunden bildete deshalb die Spitze einen Neigungswinkel von  $+50^\circ$  im ursprünglichen Plan (obwohl seitlich verschoben) und von etwa  $+45^\circ$  in dem auf ihn senkrechten Plan. Nach 96 Stunden war die Stellung im letzteren Plan unverändert, während im ursprünglichen Plan eine schwache Hebung stattfand. Nach 120 Stunden war sie bis  $68^\circ$  gehoben, im neuen Plan bis  $40^\circ$  gesenkt. Der Versuch wurde jetzt abgebrochen.

Die Bewegungen, welche die inversgestellten Sprosse ausführen, um in die Gleichgewichtslage zu kommen, sind, wie man aus diesem Beispiel sieht, sehr kom-

pliziert. Ich habe zu Registrierungen in zwei Ebenen greifen müssen, um sie klarzulegen. Neben dem Spross wurde ein Spiegel in  $45^\circ$  Winkel gestellt. Ich bekam in dieser Weise die zwei Bilder auf denselben Film (Fig. 13 b). — Die Bewegungen lassen sich unschwer aus einem Zusammenwirken der vorher analysierten Einzelreaktionen begreifen. Dass Spitze und Basis nach verschiedenen Seiten abgelenkt werden können, beruht selbstverständlich darauf, dass z. B. die Spitze stärker nu-  
tiert und in eine andere Reizlage als die Basis kommt, oder darauf dass der Spross von Anfang an — was zumeist der Fall ist — nicht ganz gerade war. Dass die Spitze in der senkrecht auf der ursprünglichen stehenden Ebene nicht völlig aufgerichtet wird, sondern in plagiotroper Lage stehen bleibt, beruht auf der gleichzeitig stattfindenden Bewegung in der ursprünglichen Ebene, die eine resultierende Stellung hervorzwingt, ähnlich wie am Schluss des vorhergehenden Kapitels für Sprosse in Flankenstellung geschildert. Dass in der neuen Lage eine positive Reaktion induziert wird, durch die die Plagiotropie auch späterhin erhalten wird, erhellt aus der nach 48 Stunden beginnenden schwachen Senkung.

Eine seitliche Krümmung tritt natürlich immer auf, wenn der Spross nicht genau senkrecht steht, auch bei kleinerem Winkel als  $-90^\circ$ . Im Versuch 71 wurde



a



b

Fig. 13.

der Spross in  $-65^\circ$  gestellt. Die Aufwärtsbewegung in der ursprünglichen Ebene begann gleich. Schon nach 8 Stunden wurde ausserdem eine seitliche Krümmung beobachtet, die nach 16 Stunden die ganze Sprossspitze senkrecht auf die ursprüngliche Ebene plazierte hatte. Auch in diesem Fall blieb aber die Spitze

in plagiotroper Lage stehen ( $+20^\circ$  nach 24 Stunden; der Gleichgew.  $\Delta$  war  $48^\circ$ ). — Man sieht leicht ein, dass die seitlich abgelenkte Spitze durch die in der ursprünglichen Ebene fortschreitende Aufwärtskrümmung um ihre Achse gedreht wird und also in immer neue Reizlagen kommt. Als z. B. durch die in der ursprünglichen Ebene stattfindende Aufwärtsbewegung die Horizontallage erreicht ist, so kommt die seitliche Reaktion auch in dieser Lage zu wirken und bringt also eine horizontale Ablenkung zustande, obwohl sie zu ihrer Natur negativ geotropisch ist! Aus diesem Umstand wird die aufrechte Lage nicht erreicht.

Wenn der Spross dagegen genau senkrecht steht, so findet selbstverständlich keine seitliche Induktion und Bewegung statt und die Aufwärtsskrümmung bekommt einen viel einfacheren Verlauf. In der Natur wird aber dieser Fall selten realisiert, man begegnet also hier zumeist den komplizierteren Bewegungen. Aber auch bei einfacheren Krümmungen kann nachdem die Gleichgewichtslage schon erreicht ist, eine seitliche Aufwärtskrümmung der mittleren Teile beginnen, durch welche die Spitze wieder gesenkt wird und aufs Neue die



Orientierungsbewegung beginnen muss. Wahrscheinlich beruht diese späte Aufwärtskrümmung auf selbständiger Neuinduktion in den mittleren Teilen.

Dass der ganze Spross perzeptionsfähig ist, obwohl die Sensibilität wohl an der Spitze ihre grösste Intensität erreicht, dürfte aus den geschilderten Versuchen hervorgehen. Ob eine Reizleitung vorkommt, kann ich nicht bestimmt sagen. Die oben beschriebene S-förmige Krümmung ist jedenfalls kein Beweis gegen Reizleitung, denn auch Wurzeln und Koleoptilen, in denen eine Fortleitung des Reizes mit Sicherheit vorkommt, krümmen sich in S-Form, wenn die Basis und die Spitze entgegengesetzte Reizungen empfangen. Neulich wurde sogar eine Reizleitung in akropetaler Richtung in *Avena*-Koleoptilen nachgewiesen (ARISZ 1915). Dass in *Coleus*-Sprossen eine akropetale Fortleitung einer an der Basis induzierten Krümmung vorkommt, ist möglich. Tatsächlich gibt es im oberen Teil ortotrope Seitensprosse, die am Klinostat positive Reaktion aufweisen. Diese dürfte (wenn es sich nicht um Nachwirkungen handelt) in dem unteren plagiotropen Teil induziert worden (vgl. auch Versuch 27, S. 23).

Die basale Induktion spielt eine wichtige Rolle für die sehr langsame Bewegung, durch welche ein negativ geotropisch gekrümmter (klinostasierter) Spross wieder in plagiotrope Lage versetzt wird. Ich werde diese Bewegung durch einige Beispiele beleuchten.

Im Versuch 226 (S. 15) wurde die klinostatierte Pflanze nach mehrmaligen Lageveränderungen so gestellt, dass der Hauptspross etwa in  $+30^\circ$  stand (14. X. 1916). Die Seitensprosse hatten sich am folgenden Tag senkrecht aufgerichtet. Diese Lage erhielten sie wenigstens fünf Tage (bis 19. X.). Eine sehr allmählich eintretende Rückwärtsbewegung der Sprosse wurde nun in den folgenden Tagen bemerkbar. Am 27. X. bildeten die auf der Oberseite stehenden Sprosse  $5^\circ$ ,  $10^\circ$  und  $25^\circ$  Winkel mit der Lotlinie. Am 4. XI. wurde die Pflanze auf Klinostat gebracht, und hier trat bald eine starke positive Krümmung sämtlicher Sprosse auf. — Eingehender wurde die langsame positive Bewegung in späteren Versuchen verfolgt.

Im Versuch 27 (S. 23) wurde die Pflanze nach längerer Klinostatierung in Normallage des Topfes gestellt, wobei eine Aufwärtsbewegung der Sprosse stattfand, die von einer sehr allmählich einsetzenden positiven Reaktion gefolgt wurde. In folgender Tabelle sind die Lageänderungen gemessen.

	0	3	4	5	6	11	14	16	19	22	33 Tage
A	$+95^\circ$	$(-4^\circ)86^\circ(-5^\circ)$	$84^\circ$	$83^\circ$	$(-2)77^\circ(-4^\circ)$	$76^\circ$	$(+2^\circ)78^\circ$	$79^\circ$	$(-13^\circ)66^\circ$	$(+5^\circ)71^\circ$	$(-3)74^\circ$
B	$+70^\circ$	$(+5^\circ)75^\circ$	$(+2)77^\circ$	$(+3)80^\circ$	$75^\circ$	$(-5^\circ)66^\circ(-7^\circ)$	$(10^\circ)76^\circ$	$(-11^\circ)65^\circ$	$(+17^\circ)82^\circ$	$(-10^\circ)72^\circ$	$(+4^\circ)76^\circ$

Durch die vor- und nachgesetzten Parenthesen wird angegeben, in welchem Grad die Spitze bzw. die Basis an der Bewegung mitbeteiligt ist. Wir sehen, dass die Basis in den ersten 11 Tagen eine Senkung erfährt, offenbar infolge der hier induzierten positiv geotropischen Reaktion (der Neigungswinkel der unteren Sprosshälfte

[unterhalb der stärksten Krümmung] betrug anfangs etwa  $30^\circ$ , bot also dem Angriff der Schwerkraft eine günstige Lage dar). Auch der obere Sprosssteil beteiligt sich, je nachdem er in Reizlage kommt, an der positiven Reaktion. Als aber diese eine Zeitlang fortgeschritten hat, macht sich die zugleich induzierte negative Reaktion bemerkbar (nach 11—14 Tagen). Von nun an beginnt die charakteristische abwechselnde Hebung und Senkung des oberen Sprosssteils um die Gleichgewichtslage (im unteren Teil ist die Bewegung jetzt unmerklich)<sup>1</sup>.

Solche Nutationen erfährt jeder wachsende Seitenspross. Mitunter werden sie durch Verschiedenheiten in der Lichtrichtung verstärkt. Da die Sprossplagiotropie auf drei reizphysiologischen Faktoren beruht, so kann offenbar der Gleichgew.  $\wedge$  durch drei Variablen verändert werden. Dass die positive Reaktion, die negative Reaktion und die tonische Reaktion selbstregulatorische Änderungen im Leben des Sprosses erfahren, ist klar. Ich erinnere an das allmähliche Aufrichten der Sprosse, als sie lang und kräftig werden. Nicht nur die Spitze erleidet sodann eine Umstimmung, sondern auch die Basis. Wie an Holzarten die Krümmungsfähigkeit keineswegs mit dem Aufhören des Längenwachstums erlischt, sondern jahrelang erhalten wird, so sind auch die alten, ausgewachsenen Teile der *Coleus*-Sprosse einer freilich sehr langsam stattfindenden Aufrichtung fähig.

In kürzeren Zeitabschnitten (Tagen und Wochen) erhält sich aber der reizphysiologische Zustand eines Sprosses sehr konstant, was macht, dass ein Spross, der mancherlei Krümmungen (unter einseitiger Schwerkewirkung oder am Klinostat) erfahren hat, jedoch, sich selbst überlassen, sich allmählich in den ursprünglichen Gleichgew.  $\wedge$  einstellt. Ich werde als Beispiel auf diese Tatsache einen über längere Zeit ausgedehnten Versuch schildern.

Versuch 29. Der etwa 12 Zm. lange basale Seitenspross einer kräftigen Pflanze hatte einen Gleichgew.  $\wedge$  von etwa  $38^\circ$  (jüngstes Internodium  $28^\circ$ ). Am 8. VII. wurde er in  $0^\circ$ -Lage plaziert und krümmte sich in folgender Weise.

Totalablenkung	0	2	4	6 St.	5	6	7	8	9	10	12	15	16 Tage
Spitze (I) .....	$0^\circ$	$6^\circ$	$6^\circ$	$10^\circ$	$27^\circ$	—	—	$30^\circ$	$20^\circ$	$18^\circ$	$10^\circ$	$16^\circ$	$20^\circ$
Internodium II	$0^\circ$	$8^\circ$	$12^\circ$	$20^\circ$	$39^\circ$	$39^\circ$	$37^\circ$	$37^\circ$	$36^\circ$	$35^\circ$	$25^\circ$	$21^\circ$	$26^\circ$
Basis .....	$0^\circ$	—	—	—	—	$0^\circ$	—	—	$2^\circ$	—	—	$3^\circ$	$3^\circ$

Das zweite Internodium hebt sich zum ursprünglichen Gleichgew.  $\wedge$ . Dieser wird aber nach einer Woche wieder verkleinert, durch Abflachung des Krümmungsbogens. Bemerkenswert ist die Erhaltung des verschiedenen Verhaltens des ersten und zweiten Internodiums, indem das erstere passiv durch das letztere in die Höhe gebracht wird. Schliesslich wird doch der Unterschied (wahrscheinlich in folge geotropischer Induktion bei Senkung des Sprosses) ausgeglichen. Die bedeu-

<sup>1</sup> Im erwähnten Versuch senkten sich die Sprosse höchst unbedeutend. In anderen Fällen, die ich registriert habe, war die Senkung erheblicher, verlief aber in principiell ähnlicher Weise.

tende Abflachung des Krümmungsbogens ist ein charakteristisches Moment bei der Aufwärtskrümmung aller Sprosse. Da der Autotropismus in den Sprossen (im Gegensatz zu den Wurzeln) sehr ausgeprägt ist, so beruht die Abflachung, meiner Meinung nach, wesentlich auf diesem, obwohl es selbstverständlich kaum möglich ist, diese Behauptung experimentell zu beweisen. Die Senkung ist aber nur vorübergehend (im obigen Versuch dauerte sie 9 Tage), zuerst findet aufs Neue eine geotropische Aufrichtung der jüngeren Teile statt (vgl. oben am 16:ten Tag), allmählich beginnt sich aber auch die Basis zu heben. Nach 16 Tagen hat sich das basale Internodium an der Spitze zwar nur um  $3^\circ$  gehoben, die Bewegung fährt aber fort. Wir müssen also in der Aufwärtsbewegung eines Sprosses kurze und lange Perioden unterscheiden. Die Spitze schwingt in kürzeren, die unteren Teile in längeren Perioden. Und da die verschiedenen Zonen nicht synchron schwingen, so resultieren sehr komplizierte Bewegungen, ehe das endliche Gleichgewicht hergestellt ist.

Am 16:ten Tag wurde die Pflanze auf den Klinostat gesetzt. Der Spross führte, wie aus dem kleinen Gleichgew.  $\wedge$  zu erwarten, eine sehr energische positive Krümmung aus (bis  $140^\circ$ ). Nach 11 Tagen wurde die Pflanze wieder in Normal-lage gestellt (die Krümmung war jetzt auf  $105^\circ$  abgeflacht). Gleich begann eine Aufwärtsbewegung der Spitze, bald von einer Hebung der Sprossmitte gefolgt.

Totalablenkung	1	2	4	5	7	18 Tage
Spitze.....	$27^\circ$	$43^\circ$	$40^\circ$	$39^\circ$	$39^\circ$	$43^\circ$
Mitte .....	$-3^\circ$	$10^\circ$	$11^\circ$	$10^\circ$	$8^\circ$	$12^\circ$

Der ursprüngliche Winkel wird, wie man sieht, erreicht und nur höchst unwesentlich überschritten. Die geringe Hebung nach 18 Tagen ist wohl der beim Altern stattfindenden Stimmungsänderung zuzuschreiben.

Die durch obigen Versuch illustrierte relative Dauerhaftigkeit der reizphysiologischen Stimmung eines Sprosses (die sich in einem konstanten Gleichgewichtsverhältnis der bei der Plagiotropie mitbeteiligten Reizprozesse äussert) ist sicherlich nicht geerbt im strengerem Sinn, sondern wird während der ontogenetischen Entwicklung erworben. Schon früher (1916 b S. 17) habe ich gezeigt, dass der Knospenzustand die eigentliche sensible Periode eines Sprosses darstellt; in der Knospe wird durch Korrelation mit den übrigen Vegetationspunkten des Individuums das künftige Verhalten des Sprosses oder der Wurzel (vgl. LUNDEGÅRDH 1917 b S. 36) vorausbestimmt. Höchst wahrscheinlich gilt dies auch für *Coleus*. Das Abschneiden des Hauptsprosses und das Entfernen einer Anzahl von Seitensprossen bewirkt auch hier keine Umstimmung eines schon ausgewachsenen Sprosses. Dieser erhält zunächst seine Lage. Erst seine noch embryonale Spitze und die aus den Blattachseln neu hervorstwachsenden Triebe bekommen einen entsprechend steileren Gleichgew.  $\wedge$ .

Während also die korrelative Beeinflussung der Stimmung wesentlich auf den Knospenzustand beschränkt bleibt und der schon ausgewachsene Spross sich ziemlich selbständig orientiert<sup>1</sup>, erfährt er jedoch, wie mehrmals erwähnt und seit langem bekannt, mit der Zeit eine allmähliche Umstimmung in ortotroper Richtung: Der Gleichgew.  $\wedge$  wird, nachdem der Spross eine gewisse Länge erreicht hat, nach und nach grösser. Sehr lange Seitensprosse sind fast ortotrop. Bei meiner *Coleus*-Rasse wird diese Altersumstimmung bemerkbar, als die Sprosse eine Länge von 1 bis 2 Dezimeter erreicht haben.

Mit welcher ausserordentlichen Zähigkeit die Jugendstimmung festgehalten wird, sieht man an Seitensprossen, die als Stecklinge aufgezogen werden. Wird ein plagiotroper Trieb ganz aufrecht in Sand gesteckt, so krümmt er sich positiv gleich als ob er noch am Stocke festsass. Diese positive Krümmung wird aber allmählich beim Anwachsen der Stecklinge durch den negativen Geotropismus überwunden. Obwohl die Stecklinge nunmehr Hauptsprosse sind, reagieren sie aber nicht so wie der Hauptspross einer erwachsenen Pflanze. Am Klinostat tritt lange noch eine positive Krümmung hervor. Der Steckling ist also zunächst physiologisch dorsiventral. Und diese Dorsiventralität hält namentlich in den älteren Teilen ausserordentlich zähe fest. Kräftige Stecklingspflanzen zeigen manchmal an der Basis (auch wenn sie dekapitiert sind) noch positive Reaktion am Klinostat. Die neu hinzugewachsenen Internodien sind aber ortotrop. Sie befanden sich ja beim Ansetzen noch in der sensiblen Periode. Es ist sogar fraglich ob die ältesten Internodien jemals wieder radiär-ortotrop werden. Dieser Punkt muss jedoch näher untersucht werden.

Ganz gerade bleiben die Seitentriebe erst wenn sie schon vor der sensiblen Periode, d. h. als winzige Anlagen, auf den Klinostat kamen und hier auswuchsen. Man bekommt dann ihren Eigenwinkel zu sehen und es zeigt sich, dass, wie zu erwarten, dieser durch die morphologischen Verhältnisse bedingt wird. Die Sprosse wachsen in der Richtung fort, in der die Anlage in Blattachsel entstand (der Winkel mit dem Stamm beträgt 30°—45°). Die sensible Periode dürfte aber ausserordentlich früh einsetzen. Die Eigenrichtung habe ich nur an Trieben gesehen, die als vor dem blossen Auge unsichtbare Anlagen vorhanden waren, als der Tragspross auf den Klinostat kam. Schon wenn ein Internodium Bruchteile von einem Millimeter in Länge erreicht hat, beginnt die tropische Reizung und später erfährt das Internodium am Klinostat eine positive Krümmung. Solche Sprosse stehen sodann nicht im Eigenwinkel, sondern bilden weitere Winkel mit dem apikalen Teil des Tragsprosses<sup>2</sup>.

Wenn also die geotropische Reizbarkeit der Seitentriebe sich sehr früh einstellt, so folgt daraus aber nicht, dass die Krümmungsfähigkeit hiermit gleichen

<sup>1</sup> Die *Coleus*-Sprosse sind auch ziemlich unempfindlich für Wechsel in Beleuchtung und Temperatur.

<sup>2</sup> Denn die Krümmung wird an der Basis fixiert (der Winkel beträgt jetzt 70°—90°) Vgl. auch Fig. 9 c.

Schritt hält. Ein sehr kurzes Internodium bietet offenbar der geotropischen Reaktion einen grösseren Widerstand dar als ein langes. Denn ein kurzes Internodium verlangt einen sehr kleinen Krümmungsradius und folglich eine relativ grössere einseitige Wachstumsbeförderung als ein langes Internodium. Um einen kurzen Spross zu dem gleichen Winkel wie einen langen Spross aufzurichten, wird also eine höhere Reaktionsintensität erfordert, und da der Spross nur eine beschränkte solche aufzutreiben vermag, dürfte sich hieraus die Tatsache erklären, dass junge Sprosse zumeist in flachem Bogen aufwärts wachsen. Ähnlich verhalten sich bekanntlich Seitenwurzeln.

### Das Verhalten der Hauptsprosse.

Nicht nur Seitensprosse, die als Stecklinge gesetzt werden, erhalten — wie wir im Vorhergehenden gesehen haben — ihre physiologische Dorsiventralität, auch Seitensprosse, die aus irgendeinem Umstand ortotrop wachsen, reagieren auf dem Klinostat mit Konvexkrümmung. Dies sind also neue Beispiele auf die Tatsache, dass Ortotropie nicht unbedingt Hand in Hand mit allseits gleichem Reaktionsvermögen zu gehen braucht. Da es nun von Interesse ist, zu sehen, ob an radiären Hauptsprossen auch eine positiv geotropische Reaktion induziert werden kann, werde ich hier einige Versuche betreffs dieser Angelegenheit besprechen.

Hauptsprosse, die, wenn sie horizontell gelegt werden, sich senkrecht hinaufkrümmen, zeigen am Klinostat selten positive Reaktion. Es findet zumeist nur langsame autotropische Ausgleichung statt. Ich benutzte zu diesen Versuchen Stecklingspflanzen. Die Pflanzen verharrten in der Horizontallage einen Tag und 8 Tage. Im letzteren Versuch müsste also eine positive Reaktion sichtbar werden, wenn der Spross überhaupt positiv reagierte. — In einem Versuch blieb die Pflanze 2 Tage in der Horizontallage. Die Sprossspitze hob sich nur bis  $+70^\circ$ . Am Klinostat trat auch eine schwache positive Reaktion an der Spitze auf. Dieser Steckling war also noch plagiotrop.

Das Ausbleiben der positiven Reaktion an den ortotropen Stecklingspflanzen könnte nun darauf beruhen, dass die Schwerkraft nach dem völligen Aufrichten des Sprosses unter zu kleinem Winkel angriff. Um die Aufkrümmung zu verlangsamen, stellte ich deshalb die Sprosse in  $-45^\circ$  (also schräg abwärts). In einem Versuch (38) dauerte die volle Aufkrümmung etwa 15 Stunden und die Pflanze wurde 3 Tage in der Lage gelassen. Die Sprossspitze stand in  $+90^\circ$ . Am Klinostat fand nur autotropische Ausgleichung statt. In einem anderen Versuch wurde die Pflanze 24 Stunden in  $-45^\circ$  gelassen. Auch hier trat am Klinostat nur langsame Ausgleichung auf. — Ist der Hauptspross noch plagiotrop, so erreicht er selbstverständlich nicht  $+90^\circ$ . In einem Versuch mit Plazieren des Sprosses in  $-90^\circ$  richtete sich die Spitze nur bis  $+50^\circ$  auf. Nach 3 Tagen wurde die Pflanze auf den Klinostat gebracht. Hier fand Abflachung des basalen Krümmungsbogens statt, ausserdem trat eine positive Krümmung an der Spitze hervor.

Nach 24 Stunden betrug die Überkrümmung  $26^\circ$ , nach 72 Stunden etwa gleich viel. Die basale Krümmung hatte sich in derselben Zeit von  $110^\circ$  auf  $84^\circ$  abgeflacht.

Auch mit inversgestellten Hauptsprossen wurden Versuche gemacht. Das Ergebnis war wie oben. Richtete sich der Spross ortotrop auf, entstand nachher am Klinostat keine positive Reaktion, nur langsame Ausgleichung fand statt, wie lang auch die Pflanze in der Inverslage gelassen wurde. Ich machte Versuche mit Reizung während 3 Tage, 4 Tage und 5 Tage. In zwei Versuchen wurde  $+90^\circ$  erreicht (bzw. ein wenig Überkrümmung), die Ausgleichung am Klinostat ging sehr langsam. In einem Versuch blieb die Spitze in  $+70^\circ$  stehen. Der Ausgleich verlief hier auffallend schnell (in den ersten 14 Stunden  $30^\circ$ , nach 48 St.  $63^\circ$ , nach 72 St.  $76^\circ$ ), offenbar infolge positiver Reaktion. Zu einem anderen Versuch wurde eine mit Blütenstandknospe versehene Stecklingspflanze benutzt. Nach einem Tage in Inversstellung stand die Spitze in  $+78^\circ$ , nach vier Tagen in  $+53^\circ$ . Am Klinostat fand Krümmungsausgleich und Überkrümmung der Spitze statt, also positive Reaktion (nach 48 Stunden  $75^\circ$ , nach 96 St.  $123^\circ$  [Überkrümmung  $25^\circ$ ]). Ich stelle in folgender Tabelle die autotropischen Bewegungen von den *ortotropen* Hauptsprossen zusammen.

Versuch	Vorreizung (Anfangslage)	Ausgleich nach	1	2	3	4 Tagen
38	2 Tage in $-45^\circ$		$0^\circ$	$14^\circ$	—	—
44	3 Tage in $-90^\circ$		$20^\circ$	$22^\circ$	—	—
54	5 Tage in $-90^\circ$		$0^\circ$	$6^\circ$	$7^\circ$	$9^\circ$

Die oben dargelegten Versuche zeigen also, dass ortotrope Hauptsprosse die Fähigkeit verloren haben, positiv geotropisch zu reagieren. Eine positive Reaktion fand ich nur an Stecklingen, die noch plagiotrop reagierten. Um zu sehen, ob nicht bei künstlich verstärkter Induktion doch eine positive Reaktion hervorgezwungen werden kann, habe ich zwei Versuche mit bandagierten Sprossen gemacht. Die Reizzeit betrug 6 und 12 Tage, und der bandagierte Spross teil befand sich in Horizontallage. Nach dem Befreien und am Klinostat wurde jedoch keine Spur von positiver Bewegung beobachtet. Das gleiche Ergebnis gab ein Versuch mit einseitiger Beleuchtung, durch welche die Sprossspitze 4 Tage in  $+40^\circ$  dauernd gehalten wurde. Die Hauptsprosse sind folglich unter keinen Umständen dazu zu veranlassen, positiv geotropisch zu reagieren.

Während einerseits positiv reagierende Sprosse (intakte oder als Stecklinge gezogene Seitentriebe) eine beinahe ortotrope Gleichgewichtslage haben können, zeigen die obigen Versuche, dass völlig ortotrope Hauptsprosse nicht positiv reagieren. Der Faktor, der korrelativ wegfällt beim Abschneiden und Isolieren eines Sprosses, ist also der positive Geotropismus, der ja immerhin für die Plagiotropie und die Orientierungsbewegungen eines Sprosses sehr wichtig ist. Schon durch das Weg-

fallen der positiven Reaktion wird die negative Reaktion indirekt erheblich wirkungsvoller. Sie dürfte daher trotz der Längskrafthemmung unter allen Umständen ein ortotropes Aufrichten der Sprossspitze bewirken können. Man braucht deshalb nicht notwendig annehmen, dass die tonische Reaktion auch korrelativ bedingt wird, obwohl dies bei den Nebenwurzeln der Fall ist. Für eine korrelative Verstärkung der Hemmungswirkung würde der vorhin erwähnte Umstand sprechen, dass isolierte Sprosse in den älteren Teilen fortwährend ihr positives Reaktionsvermögen erhalten, obwohl sie ortotrop wachsen. Entweder wird die positive Reaktion durch eine Schwächung der negativen Hemmung neutralisiert oder die unteren Teile werden durch Reizleitung seitens der ortotrop-radiären Spitze in Schach gehalten. Zur Klarlegung dieser Probleme sind jedoch weitere Untersuchungen nötig.

---

## Zweiter Abschnitt. Besprechung der Ergebnisse. Das Verhalten der Baumtriebe.

### KAP. VI. Das Epinastieproblem und verwandte Fragen.

Wie schon eingangs erwähnt, ist die Benennung Epinastie für einen Krümmungsvorgang, der sich als reiner positiver Geotropismus herausgestellt hat, nicht zutreffend. Wenn man einen besonderen Namen für lang nachwirkende tropistische Reaktionen haben und zugleich angeben will, nach welcher morphologischen Seite des Organs sie gerichtet sind, so kann man ja von epitropische und hypotropische Krümmungen reden, wie dies schon PFEFFER (1904 S. 553) getan hat. Epinastie würde dann für Konvexkrümmungen reserviert, die bei diffuser Reizung entstehen. Geopinastisch wäre eine Krümmung, die auf dem Klinostat bei allseitiger Schwerkraftwirkung entstehe. Ob es überhaupt Geonastie im Pflanzenreich gibt, muss besonders untersucht werden. Bisher ist kein Fall bekannt worden, die als geonastisch gedeutet werden muss.

Es leuchtet ein, dass ein Krümmungsvorgang nicht deshalb als geonastisch bezeichnet werden soll, weil er auf dem Klinostat eintritt. Denn man muss sodann den Beweis erbracht haben, dass es sich nicht um eine bei einseitiger Schwerewirkung gehemmte Reaktion handelt, die auf den Klinostat als Nachwirkung zum Vorschein kommt, weil die Hemmung hier wegfällt. Bei den meisten, wenn nicht allen bisher als epinastisch bezeichneten Bewegungen, dürfte es sich, meiner Meinung nach, um Nachwirkungen, nicht um geonastische Vorgänge handeln.

Damit ein Organ bei gleichmässiger Klinostatdrehung eine Krümmung erfahren soll, muss — wenn keine Nachwirkung vorliegt — die Sensibilität in verschiedenen Richtungen verschieden sein. Dies ist schon von mehreren Forschern bemerkt worden (siehe KNIEP 1910 S. 17 und die hier angeführte Literatur). Die Perzeption muss 1. in der einen Richtung stärker als in der entgegengesetzten sein, oder 2. es findet in der einen Richtung eine Hemmung statt, nicht in der anderen. Inwieweit eine Anisotropie der geotropischen Sensibilität oder eine einseitige tonische Reizung stattfindet, ist bisher nicht untersucht worden. Denn man hat es bei bisherigen Untersuchungen versäumt, die plagiotropen Organe in einen möglichst reizlosen und reaktionslosen Zustand zu bringen, ehe sie auf Geonastie geprüft wurden. Obwohl die von NOLL, JOST, KNIEP u. a. ausgesprochene Vermutung, dass »dorsiventrale Organe auf dem Klinostat Krümmungen erleiden« theo-



retisch gerechtfertigt ist (insofern man nämlich reizphysiologische Dorsiventralität in obigem Sinn, nicht nur morphologische Dorsiventralität meint), so wurde übersehen, dass ein plagiotropes Organ in der Normallage sich zumeist in sehr kompliziertem Reizzustand befindet und dass dieser Zustand zuerst analysiert und beseitigt werden muss, bis man an die Frage der physiologischen Dorsiventralität herantreten kann. Aus der Normallage auf den Klinostat gebrachte Nebenwurzeln (LUNDEGÅRDH 1917) oder Seitensprosse von *Coleus* erleiden immer Krümmungen, die ersteren hypotropische, die letzteren epitropische. Nichtdestoweniger sind diese plagiotropen Organe völlig radiär und die Krümmungen am Klinostat sind Nachwirkungen von Reaktionen, die in der Normallage durch andere, schneller abklingende Reaktionen völlig gehemmt waren. Auf Grund von diesen Befunden stelle ich mir sehr skeptisch gegenüber die Angaben und Behauptungen von »physiologischer Dorsiventralität« in plagiotropen Organen.

Man muss zwischen einer eventuell einseitigen Sensibilität und einer durch tropistische und tonische Reaktionen geschaffenen Dorsiventralität scharf trennen. Jede tropistische Krümmung in parallellotropen Organen bezeichnet ein vorübergehendes Dorsiventralwerden. Zumeist klingt der Reaktionszustand ziemlich schnell ab. Bei den »epitropischen« Erscheinungen hält sie aber sehr lange an. Hierzu gehört der negative Geotropismus der Nebenwurzeln und der positive Geotropismus der Seitensprosse. Bei den letzteren dauert das Abklingen wochenlang. Ein principieller Unterschied zwischen diesen anhaltenden Reaktionen und den gewöhnlichen, schnell abklingenden Reizreaktionen besteht offenbar nicht. Wenn beide Arten in demselben Organ vorkommen, sind sie aber perzeptorisch und motorisch scharf getrennt (vgl. auch 1917 b S. 14 f., 45).

Höchstwahrscheinlich gibt es in den Pflanzen tropistische Reaktionszustände mit noch viel längerer Abklangszeit als die von mir studierten Fälle. Namentlich an vielen Bäumen geht die Epitropie unvollkommener und langsamer zurück als bei *Coleus* (vgl. Kap. VII). Bei den Blättern scheint sie überhaupt mehr fixiert zu sein als bei Sprossen. Bei langer Abklangszeit scheitert leicht das Zurückgehen der Krümmung an dem Aufhören des Wachstums, wodurch die vorhandene Form unwiederbringlich fixiert wird. Der Nichtausgleich einer epitropischen Krümmung ist also kein Argument gegen ihre autonome Natur. Man muss in solchen Fällen auf das Verhalten der neu hinzuwachsenden Teile (Internodien, Blätter) achten.

Bei vielen Holzarten, namentlich solchen, die von Haus aus morphologisch dorsiventrale Seitentriebe entwickeln, scheint die Epitropie ausserordentlich fest gebunden zu sein. Sie wird höchstwahrscheinlich (z. B. bei Buche, Ulme, Linde, Hasel) schon in der Knospenlage (in der »sensiblen Periode«) induziert und hält an, bis der ganze Jahrestrieb ausgewachsen ist. Dass sie autonom ist, entnehme ich daraus, dass die morphologische Dorsiventralität umkehrbar ist. Wenigstens habe ich bei der Buche gefunden, dass an Zweigen, die in umgekehrte Lage fixiert waren, nach zwei Jahren eine Verschiebung der morphologischen Symmetrie-

ebene stattgefunden hatte, indem die Blätter ihre Ansatzstelle an der physikalischen Unterseite hatten. Da diese neuorientierten Triebe ganz wie die übrigen aussahen, so muss also auch die Epitropie eine Umorientierung erfahren haben. Da auch die Kurztriebe neuorientiert waren, kann keine einfache Torsion vorgelegen haben, sondern die Dorsiventralität muss eine Umkehrung erfahren haben.

Mit der autonomen Natur ist offenbar nicht bewiesen, dass die Epitropie hier positiver Geotropismus ist. Denn sie könnte auf einer induzierten Anisotropie im Perzeptionsorgan beruhen. Nun gelingt aber bei der Buche unschwer der Flankenstellungsversuch, die Triebe reagieren ausserdem in  $+90^\circ$  epitrop, auf einer anisotropen Sensibilität beruht also nicht die Konvexkrümmung, die folglich als positiv geotropisch anzusehen ist. Und es ist sodann wahrscheinlich, dass auch bei den andern Holzarten, insofern die morphologische Dorsiventralität geisch beeinflussbar ist, die »Epinastie« nichts anderes als eine sehr langsam abklingende, bezw. fixierte, positiv geotropische Reaktion vorstellt.

In besonderen Fällen mag wohl aber autogene Epitropie<sup>1</sup> vorkommen, »autogen« wenigstens in solchem Grad wie dies überhaupt möglich ist. Ich denke namentlich an die Blätter, an welchen, wie gesagt, ein Abklingen der Epitropie noch nicht beobachtet wurde. Wie einige Blätter überhaupt ageotrop sind (z. B. Ahorn, vgl. LUNDEGÅRDH 1916 a), so dürfte es wohl auch solche mit umkehrbarem positivem Geotropismus geben. Die meisten Laubblätter dürften aber meiner Meinung nach eine gleich fest fixierte Epitropie besitzen wie morphologische Dorsiventralität. Wie soll man nun in diesem Fall entscheiden, ob Geonastie vorliegt oder nicht? Hier hat man wiederum nach der Flankenstellungsprobe, am besten in der von KNIEP (1910) benutzten vollkommeneren Ausführung (intermittierende gleiche Reizung in den Flankenstellungen), zu greifen<sup>2</sup>. Inwieweit die bei dieser Probe auftretende Konvexkrümmung rein epitropisch ist oder es sich mit der epitropischen Bewegung eine positiv geotropische Reaktion mit kürzerer Induktions- und Abklangszeit vermennt, lässt sich selbstverständlich nur durch genaue quantitative Versuche entscheiden.

Krümmungen bei kontinuierlicher Klinostatdrehung könnten auch dann entstehen, wenn die Organe nichtparallelotrop wären, d. h. wenn die Ruhelage einen Winkel mit der Reizrichtung bildete. Solcher »echter Plagiogeotropismus«, wie ich sie nenne, ist jedoch bisher nicht sicher nachgewiesen worden. An Nebenwurzeln und Seitensprossen von *Coleus* kommt er nicht vor (über Rhizome, Thalli, Blätter und andere Sprosse siehe unten). Bis dahin ist echter Klinogeotropismus, wie ich mehrmals hervorgehoben habe, nur ein Gedankenexperiment. Am Klinostat müsste sich ein echt plagiotropes (bezw. diotropes) Organ im einfachsten Fall<sup>3</sup> so krümmen,

<sup>1</sup> Vgl. Pfeffer 1904 § 131, 132.

<sup>2</sup> Wie sich die Organe bei völliger Abwesenheit der Schwere verhalten würden, bleibt natürlich doch unausgemacht.

<sup>3</sup> Da kein Fall bekannt ist, hat man kein Urteil darüber, ob die Reizungen in gleichen Winkeln auf beide Seiten der Ruhelage gleichwertig wären. Komplizierte Möglichkeiten sind ja denkbar.

dass es sich abwechselnd in normale und inverse Ruhelage befände, während in einem echt ortotropen Organ die entgegengesetzten Reizimpulse (bei Gültigkeit des Sinusgesetzes) einander immer aufheben. Die von Fräulein Riss (1913) entdeckte Hemmungswirkung der akroskopen Längskomponente der Schwerkraft macht zwar, dass sogar orthotrope Organe nicht beliebig im Verhältniss zur Klinostatachse orientiert sein dürfen, wenn man diese tonische Wirkung vermeiden will. Ich habe jedoch gezeigt, dass die basiskope Längskomponente die Tätigkeit der akroskopen Komponente aufhebt (1917 a S. 45 und diese Abh. S. 42), ferner beeinflussen diese tonischen Reize nur die Reaktion (1917 a Kap. V) und der Tonus selbst klingt sehr schnell ab (a. a. O. S. 43, 48, 51). Alles dies macht, dass es praktisch meist belanglos ist, welche Lage die parallelotropen Organe zur Klinostatachse einnehmen. Immerhin bleibt selbstverständlich der Flankenklinostat das theoretisch zufriedenstellendste Instrument und wenn man exakt arbeiten will, muss man jedenfalls sein Objekt in jener Hinsicht prüfen. Da wir ausserstande sind, die Schwere aufzuheben, so haben wir auch immer damit zu rechnen, dass keine Lage reizlos ist, was sich ja auch herausgestellt hat. Man muss daher mit einer bestimmten Lage etwa der Horizontallage bei gleichmässiger Drehung) wie mit einem Konstanten rechnen.

### Vergleich mit Morphosen.

Mit der geopositiven Reaktion der Sprosse haben wir einen Reizvorgang kennen gelernt, der durch seine erhebliche Induktionszeit und anhaltende Wirkung wohl den Morphosen nahe kommt. Die reizphysiologische Analyse der Formbildung steht hinter der Kenntnis der Bewegungserscheinungen weit zurück, ich erinnere hier aber an solche Fälle wie die Induktion der Dorsiventralität des *Marchantia*-thallus (PFEFFER 1871, DACHNOWSKI 1907 u. a.), die Wirkung des Lichts auf *Equisetum*-sporen (STAHL 1885, KOLDERUP-ROSENVINGE 1888) oder auf die Anlage oder Entwicklung von Wurzeln und Knospen an Sprossen (SACHS 1887 S. 529, WIESNER 1895), den Einfluss der Schwere auf dieselben Vorgänge (VÖCHTING 1878, 1906, LUNDEGÅRDH 1913) usw. — Fälle die als Reizerscheinungen aufzufassen sind<sup>1</sup>. Zumeist kennzeichnen sich diese Morphosen als Nachwirkungen, indem die Reaktion im Vegetationspunkt erfolgt, der sodann bei seiner Tätigkeit das Resultat zu sichtbarer Entfaltung bringt. So wird an den *Marchantiabrutknospen* nach 10—20 Stunden die künftige Dorsiventralität fixiert, obwohl noch kein morphologisches Merkmal darauf hindeutet (DACHNOWSKI 1907 S. 260). Viel längere Exposition dürfte erforderlich sein zur Induktion der ebenfalls als Nachwirkung hervortretenden Dorsiventralität von Sprossen (von *Thuja*, *Chamaecyparis* u. a.) oder Blüten (VÖCHTING 1886) oder bei der Erzeugung von Jugend- und Folgeformen der Blätter (GOEBEL 1898) und in zahlreichen andern Fällen, wo Photo- und Barymorphosen

<sup>1</sup> Über das Etiolement als Reizvorgang siehe PFEFFER (1901 S. 113), FITTING (1907).

vorliegen. Eine Präsentationszeit von nur zwei Stunden braucht es nach KNIEP (1907 S. 687), um durch den Einfluss des Lichts eine Polarität im *Fucus*-Ei zu induzieren; die Keimung erfolgt erst später.

Bemerkenswert ist der Umstand, dass hier, wie in so vielen anderen Fällen bei der organischen Entwicklung, dieselbe Erscheinung durch verschiedene Ursachen hervorgerufen wird. Dorsiventralität entsteht aitiomom durch Licht, Schwerkraft oder andere Reize, oder sie hat ihren Ursprung in inneren Verhältnissen. So ist es z. B. nicht gelungen, die Dorsiventralität der Laubblätter oder einer Anzahl Sprosse (siehe GOEBEL 1913 S. 494, 497, WIESNER 1902 S. 788) aus dem Einfluss äusserer Faktoren abzuleiten. Endlich kann wohl die Neigung zur Dorsiventralität autonom sein, die Lage von Bauch und Rücken wird aber jeweils von einem äusseren Reiz reguliert. Nach den neueren Untersuchungen von DACHNOWSKI (1907 S. 263) werden die *Marchantia*-Sprosse auch am Klinostat bei allseitiger Belichtung dorsiventral. Möglicherweise wird die Dorsiventralität der Buchensprosse (und wohl auch Sprosse von ähnlichem Bau) in ähnlicher Weise durch Kombination innerer und äusserer richtender Faktoren erzeugt. Ich habe schon über meinen Umkehrungsversuch berichtet (S. 57). Man findet also alle Übergänge zwischen Aitiomorphose und Automorphose. Und künftige Untersuchungen werden wohl zahlreiche Beispiele auf verschiedene aitiomorphotische Sensibilität und Reaktionsintensität, sowie Abklangszeit vorführen. Bei der Epinastie kennt man durch BARANETZKYS und meine Untersuchungen Beispiele auf sehr verschiedene Abklangszeit. Bei *Philadelphus coronarius* scheint die geopositive Reaktion sehr schnell abzuklingen (BARANETZKY 1901 S. 145); auch bei *Aesculus* und *Acer* scheint ein schnelles Abklingen vorzukommen, jedoch ist kein sicherer Urteil hierüber möglich, da BARANETZKY autotropische Ausgleichung mit geopositiver Reaktion vermengt (a. a. O. S. 146 f.)<sup>1</sup>. Bei *Evonymus europaea* dauert das Abklingen mehrere Tage (a. a. O. S. 182, 184). Leider sind BARANETZKYS Angaben sehr arm an exakten Zeitbestimmungen. Ein Beispiel auf längere Abklangszeit als bei diesen Pflanzen bietet *Coleus*, wo die geopositive Reaktion in den oberen Internodien eine bis zwei Wochen anhalten kann. An *Fagus*, *Ulmus*, *Tilia* und *Corylus* ist die Epitropie so fest fixiert, dass sie während der begrenzten Wachstumsperiode der Sprosse niemals abklingt.

Dass bei den Morphosen Gegenreaktionen vorkommen, die auf eine Wiederherstellung des Gleichgewichts, auf eine *Destruktion* hinarbeiten, erscheint aus dem Umstand wahrscheinlich, dass die Reizung immer eine zeitlang zu währen hat, ehe die Morphose definitiv gesichert ist. Dass zu dieser Zeit zumeist noch kein sichtbares Resultat vorliegt beweist, dass an den primären Reizvorgang sich noch weitere Prozesse anschliessen. Auch bei den Krümmungsbewegungen muss man zwischen unsichtbaren Reaktionszustand und sichtbare Reaktion trennen. Durch äussere Eingriffe

<sup>1</sup> Nach einer Angabe a. a. O. S. 165 scheint die Abklangszeit 3 Tage (bei *Philadelphus*) zu betragen, was mir das wahrscheinlichste für normal gewachsene Triebe zu sein scheint. Bei *Fuchsia* klingt die Reaktion nach meiner Erfahrung in einigen Tagen ab (jedoch dauern die Nachschwingungen länger).

ist es auch möglich, die Reaktion aufzuhalten, ohne den Reaktionszustand zu zerstören, z. B. durch Narkose oder mechanische Hemmung. Wie ich gezeigt habe, kann das Latentsein der Reaktion auch durch Hemmung seitens einer entgegengesetzten Reaktion bewirkt werden (S. 44, 1917 b. S. 55). Bei den Morphosen ist eine derartige Trennung von Reaktionszustand und Reaktion sicher möglich. Die Polarität kann beispielsweise durch autonome Reizvorgänge z. T. verdeckt und unterdrückt, jedoch nicht völlig vernichtet, werden (vgl. VÖCHTING 1906, LUNDEGÅRDH 1913 S. 566 ff., 1915 S. 433). Es gibt aber alle mögliche Übergänge zwischen Gehemmtwerden einer Reaktion durch eine andere und das Zusammenwirken beider zu einer einfachen Resultante. Zurzeit wissen wir aber, wie vorher gesagt, recht wenig über komplexe Reaktionen.

---

## KAP. VII.

### Das Verhalten der Baumtriebe.

Meine Ergebnisse mit *Coleus* Sprossen weichen in mancher Hinsicht von den Befunden BARANETZKYS (1901) über Baumtriebe ab, was die Vermutung aufkommen lässt, dass im Orientierungsvermögen von Kräutern und Holzpflanzen wichtige Unterschiede vorkommen. Unter den Holzpflanzen gibt es wiederum viele Bewegungstypen, die nur teilweise mit morphologischen Unterschieden Hand in Hand gehen. Anknüpfend an die Erörterungen im vorigen Kapitel will ich hier der Reihe nach die wichtigsten von diesen Typen auf Grund von vorliegenden Angaben in der Literatur und von eigenen Untersuchungen besprechen.

#### Der *Fagus*-Typus.

(*Fagus silvatica*, *Ulmus*, *Tilia*, *Corylus Avellana*.)

Gesetzt es gäbe in gewissen Fällen fixierte Epitropie, so hat man sich diese entweder als Reaktionszustand oder als vollendete Reaktion vorzustellen. Im letzten Fall würde durch eine autonome Reizreaktion das Gewebe so verändert, dass bei Abwesenheit tropistischer Reize das Organ in eine stark gekrümmte (kämpylotrope) Ruhelage schnellte. Die natürliche Stellung des Organs wäre also zumeist eine Zwangsstellung, und die Konvexkrümmung am Klinostat keine Reizreaktion, sondern einfache Elastizitätsbewegung. Gegen die Wahrscheinlichkeit einer solchen Auffassung spricht der Umstand, dass die Konvexkrümmung am Klinostat sowohl bei Blättern als Sprossen (ausgenommen bei Gelenkpflanzen) eine Wachstumsbewegung ist. Nach dem Aufhören des Wachstums ist auch die Fähigkeit zur Epitropie vernichtet. Folglich sind die epitropen Krümmungen als Reaktionen aufzufassen und solche vermag das Organ wiederholt auszuführen, was einen dauernden Reaktionszustand voraussetzt, der mit unverminderter Stärke während fast der ganzen Wachstumsperiode fortbesteht. Dass ein Reaktionszustand so lange erhalten werden könnte, wie die Sprosse vom *Fagus*-Typus ihre Wachstumstätigkeit behalten (etwa 3—4 Wochen), ist an sich nicht unwahrscheinlich. Durch Chloroformieren oder Eingipsen kann ein geotropischer (CZAPEK 1898 S. 199) oder traumatropischer Reaktionszustand (SPALDING 1894, S. 439, GÜNTHER 1913, S. 45) erhebliche Zeit aufbewahrt werden, um später, beim Aufhören der Hemmung, eine Reaktion zu er-

zeugen. GÜNTHER (1913 S. 54) glaubt gefunden zu haben, dass bei nichtgehemmter Reaktion der Reiz nach 24 Stunden aufgehört hat zu wirken, was, wenn richtig, beweist, dass beim Eingipsen oder Chloroformieren nicht der Reizzustand, sondern der Reaktionszustand aufbewahrt wird. Diese Beobachtung stimmt gut überein mit meinem Befund (1917 b S. 45), dass durch die Reaktion die Erregung verlöscht wird.

Bei der fixen Epitropie kann man sich nun entweder vorstellen, dass in der Normallage ein latenter Reaktionszustand besteht (auf Grund einer katatonischen Wirkung des Geotropismus) oder dass die epinastische Reaktion ungehindert fortgeht, obwohl sie durch eine gleichstarke geotropische Reaktion in Schach gehalten wird (ich denke hier als einfachsten Fall an diatrophe Triebe und Blätter, die ja beim *Fagus*-Typus häufig vorkommen). Bei der Geoeptropie habe ich bewiesen, dass ein aktives Zusammenwirken vorliegt. Soll man etwas Anderes für die fixe Epitropie annehmen? Ein Grund hierzu liegt meiner Meinung nach nicht vor. Um die Epitropie zu überwinden, braucht die antagonistische Reaktion nur ein wenig stärker zu sein. Die Orientierung würde geschehen, als ob die Epitropie gar nicht existierte, nur entsprechend langsamer. Da aber die Epitropie stetig wirkt, die Geotropie dagegen in verschiedenen Neigungslagen sehr verschieden intensiv ist (in der Zeiteinheit), so gibt es selbstverständlich immer Lagen, wo die erstere bestimmend eingreifen müsste.

Oben wurde die Möglichkeit angedeutet, dass zugleich Auto- und Geoeptropie wirken. Bei den Blättern der Buche habe ich jedoch keinen Unterschied im Orientierungsvermögen gefunden zwischen normalgewachsenen Blättern und solchen, die am Klinostat hervortrieben und auswuchsen; was für Autoepinastie spricht. Man kann sich vorstellen, dass die reizlose Lage hier die am Klinostat eintretende scharfe Einkrümmung ist<sup>1</sup>. Geradestreckung wirkt als Reiz; die Epinastie wäre also Kurvipetalität (Kampylotropie). Auch bei Buchentrieben tritt kein Geradestrecken am Klinostat auf. BARANETZKY fand ebenfalls kein Geradestrecken der *Tilia*-Triebe am Klinostat (1901 S. 188). Das Orientierungsvermögen klinostasierter und normalgewachsener Triebe wurde noch nicht verglichen. An den Buchenblättern, wie an Zweigen von Buche, Ulme und Hasel schreitet am Klinostat die im Jugendzustand vorherrschende Epitropie weiter, die Einkrümmung wird stärker. Auch die Sprosse von *Tilia* erfahren nach BARANETZKY (1901 S. 188) am Klinostat eine verstärkte Einkrümmung. Er schreibt diesen Trieben negativen Geotropismus zu (a. a. O. S. 189), die Beweise, die er bringt, sind aber nicht bindend. Dass die Einkrümmung an umgekehrten Zweigen weiter geht (BARANETZKY 1901 S. 190, LUNDEGÅRDH 1916 a S. 450, 1916 b S. 7) kann auf geonega-

---

<sup>1</sup> Wäre bei einem gewissen Krümmungsgrad nicht epinastische Ruhelage erreicht, so müsste ja die Krümmung fortfahren, etwa wie bei den *Setaria*-Wurzeln in Fr. DARWINS bekanntem Versuch. Allerdings bleibt an die Rektipetalität zu denken.

tiver Reaktion beruhen, braucht es aber nicht, denn die Epitropie dominiert so sehr im Jugendstadium, dass das Krümmungsergebnis fast allein auf ihr beruht; und die epitropische Ruhelage ist eine starke Krümmung. Immerhin bleibt es wohl am wahrscheinlichsten, dass die Orientierung der Sprosse vom *Fagus*-Typus auf ähnlichen Ursachen wie bei anderen Sprossen beruht. Die fixe Epitropie dürfte dort also die Rolle der geopositiven Reaktion übernehmen. Wird die Gleichgewichtslage dynamisch aufgefasst, so muss man auch eine geonegative Reaktion annehmen. Ob die *Fagus*-Triebe rein parallelotrop sind, bleibt hierbei unentschieden und es lässt sich wohl experimentell kaum ausmachen, welche die geotropische Ruhelage ist.

Die fix epitropen Organe müssen sich von den abklingend epitropen dadurch unterscheiden, dass dort das Krümmungsergebnis in höherem Grad auf der Ausgangslage der Bewegung beruhen kann. Die in Sprossen vom *Coleus*-Typus induzierte geopositive Reaktion hängt zu ihrer Stärke (wie die negative Reaktion) ausschliesslich von dem Reizwinkel ab. Allein die fixe Epitropie ist natürlich unabhängig vom geotropischen Reizwinkel. Bei starker Einkrümmung ist sie gleich Null und man darf wohl voraussetzen, dass sie um so stärker wirkt, je konkaver das Organ wird. Die Plagiotropie liesse sich also hier ohne Hemmungswirkung der akroskopischen Längskomponente auf die geonegative Reaktion erklären. Denn der innere Widerstand gegen die Aufwärtsbewegung würde ja immer grösser; bei einem gewissen Winkel wäre Gleichgewicht erreicht. Es leuchtet aber ein, dass der Gleichgewichtswinkel in diesem Fall auch von einem sehr variablen Faktor, nämlich dem vorhandenen Krümmungszustand abhängig wäre. Dasselbe wird natürlich eintreffen, wenn starke Rektipetalität vorliegt. —

Über die Orientierungsbewegungen der Blätter bei wechselndem Krümmungsgrad sind wir nicht besonders gut unterrichtet. KNIPE (1910 S. 70) weist am Schluss seiner Abhandlung nur sehr kurz auf die mögliche Bedeutung der Ausgangslage hin. Schon die vorliegenden Befunde von KNIPE an *Lophospermum* und mir an *Fagus*<sup>1</sup> zeigen aber mit Evidenz, dass die Normallage die Horizontale bleibt, welche auch die Ausgangslage war, also welchen Krümmungsgrad der Stiel auch annehmen mag, um Horizontalstellung der Spreite zu bewirken. Bei der Buche erreichten nach Umkehren des Zweiges sämtliche Blätter die Horizontallage, obwohl auf sehr verschiedene Wege (1916 a S. 447 f.). Die Form des Stiels hat also gar keinen Einfluss auf die Gleichgewichtslage. Hieraus folgt dass bei diesen Blättern die fixe Epitropie oder die Rektipetalität nicht die Gleichgewichtslage mitbedingen. —

Bei den Sprossen vom *Fagus*-Typus wird das Experimentieren dadurch erschwert dass sie niemals so orientierungsfähig sind wie die Blätter. Es bleibt ihnen auch wenig Zeit zu Orientierungen übrig, da das Geradestrecken erst dann erfolgt, wenn die Triebe 80—94 Prozent ihrer Länge erreicht haben (LUNDEGÅRDH 1916 b

<sup>1</sup> Siehe auch PFEFFER 1904 S. 687.



S. 9), ja sogar erst lange nach dem Auswachsen. Demgemäss krümmen sie sich, wie ich an der Buche gefunden habe, zumeist sehr unvollständig oder zunächst gar nicht, wenn sie nach dem Geradestrecken vertikal aufwärts oder abwärts gestellt werden. Ausgiebigere Bewegungen führen nur junge, noch wachsende und stark epinastische Triebe aus. Ich werde die Resultate der von FRANK (1870), BARANETZKY (1901) und WIESNER (1902) gemachten Versuche mitteilen, insofern sie mit meinen eigenen Erfahrungen übereinstimmen.

FRANK und BARANETZKY experimentierten mit Lindentrieben. Werden Seitentriebe vertikal aufwärts gebogen, so bekommt der Gipfeltrieb nach dem Geradestrecken zumeist steileren Gleichgew.  $\wedge$  als normal. Die Neigung zum Horizonte, welche die Triebe definitiv annehmen, hängt nach BARANETZKY (1901 S. 190) von der jeweiligen Lage der Knospe ab. Man begegnet hier einer ausgeprägten Eigenrichtung der Triebe. Dieselben strecken sich gerade und kommen sodann natürlich in die Verlängerung der Knospenachse zu stehen. Die Richtung des Triebes wird also zum grössten Teil während der Anlage der Knospe bestimmt. Das Geradestrecken dürfte nur zum Teil auf Abklingen der Epitropie (durch Rektipetalität), zum Teil aber auf negativem Geotropismus beruhen. Der basiskope geische Hemmungsfaktor (S. 38) scheint hier wirklich nicht in wesentlichem Grad mit hineinzuspielen. Dass die Sprosse wirklich geotropisch sind, ersieht man aus dem Verhalten abwärts gebogener Triebe, die nach dem Ausgleich der anfänglichen »Incurvation« schwach aufwärts gekrümmt werden. Der Geotropismus steht aber deutlich hinter den autotropischen Vorgängen zurück — also gerade umgekehrt wie bei den Blättern. Ökologisch ist dies wohl so zu deuten, dass es der Pflanze mehr an der richtigen Lichtlage der Blätter als an der richtigen Sprossorientierung liegt — das folgende Jahr stehen ja die neuen Sprosse wieder richtig, weil die Knospen durch Schwere orientiert werden.

Werden Zweige vor dem Austreiben in umgekehrte Lage fixiert, krümmen sich die Triebe entweder um  $180^\circ$  oder sie drehen sich  $180^\circ$  um ihre Achse, so dass sie richtig orientiert werden. Plaziert man die Sprosse nach dem Geradestrecken in umgekehrte Lage so müssen die Blätter die richtige Orientierung besorgen (1916 a S. 447 ff.). Dies gilt auch in jedem Fall für Kurztriebe. Erst im folgenden (eventuell dritten) Jahr sind die neuen Triebe durch Neuinduktion der Dorsiventralität (S. 57) bzw. Drehung der Achsen wieder richtig orientiert.

Die mit ausgeprägter und nur in frühestem Knospenzustand (ein Jahr vor dem Austreiben) geisch festgelegter morphologischer Dorsiventralität ihrer Triebe begabten Bäume zeichnen sich also, wie wir gesehen, durch recht mangelhaftes Orientierungsvermögen dieser ihrer Jahrestriebe aus. Die Knospen haben hier das Orientieren übernommen, sie sind streng plagiogeotropisch und eine nähere Analyse des Faktorenkomplexes, das ihre Lage zum Horizont und zur Mutterachse bedingt, würde sicher manches Interessante darbieten. Im Knospenzustand wird also bei den Trieben vom *Fagus*-Typus sowohl die Dorsiventralität wie die Richtung und ausserdem das Wachstum (1916 b S. 17) bestimmt, und die äusseren Faktoren

vermögen sodann, die ersteren gar nicht, die letzteren Vorgänge nur bis zu einem gewissen Grade zu beeinflussen.

### Die Fichte (*Picea* und *Abies*).

Für die gemeine Fichte hat BARANETZKY (1901 S. 208 f.) gezeigt, dass eine geopositive Reaktion bald nach dem Austreiben der Knospen induziert wird. Ich konnte dies durch eigene Versuche bestätigen (1916 b S. 8). Nach BARANETZKY soll die am Klinostat auftretende geopositive Krümmung unbedeutend sein. Dies mag darauf beruhen, dass er die Objekte an den Klinostat brachte, als die Sprosse noch sehr jung waren. Ich habe im Gegenteil kräftige geopositive Krümmungen beobachtet. Diese entwickeln sich allerdings langsam. Nach 3 Tagen habe ich positive Krümmungen von  $125^{\circ}$  beobachtet. Benutzt wurden abgeschnittene etwa 5-jährige Pflanzen. Der ganze Spross krümmt sich am Klinostat, der Radius ist aber im oberen Teil kleiner, wie wir dies auch bei *Coleus* fanden.

Da die *Picea*-Triebe also stark geopositiv reagieren, so muss hier auch die geonegative Reaktion stark sein. Die Triebe erster Ordnung an der Gipfel sind bekanntlich anfangs steil aufgerichtet. Diese Aufrichtung muss auf negativem Geotropismus beruhen, denn schon in diesem Stadium reagieren die Triebe stark geopositiv, wenn die abgeschnittene Baumgipfel auf den Klinostat gebracht wird. Die später erfolgende Senkung beruht offenbar darauf, dass die geopositive Reaktion relativ stärker wird. Triebe, die noch in etwa  $+70^{\circ}$  stehen, krümmen sich am Klinostat schon nach wenigen Stunden (in einem Fall 4 St.) über  $20^{\circ}$  in positiver Richtung. Nach 28 St. war die Ablenkung bis  $50^{\circ}$  vergrößert und sie schreitet dann noch weiter fort (s. oben). Die Senkung der Triebe erster Ordnung beruht also sicher weder auf Lastkrümmung, noch auf Rektipetalität an der Sprossbasis, wo die stärkste Krümmung liegt, sondern auf relativer Verstärkung der geopositiven Reaktion. Man kann sich die Sache am einfachsten so vorstellen, dass die Induktion beim Austreiben beginnt (die Knospen reagieren, wie erwähnt, noch nicht geopositiv) und allmählich eine immer stärkere Reaktion auslöst. Die schneller induzierte geonegative Reaktion dominiert anfangs, aber wird später in immer stärkerem Grad durch die positive Reaktion überwunden. Die anfangs geraden Triebe sind jetzt zumeist schwach konvex gekrümmt. Am Schluss der Wachstumsperiode erlöschen aber sowohl die positive wie die negative Reaktion (LUNDEGÅRDH 1916 b S. 11), und die völlige Geradestreckung bleibt erhalten, ähnlich wie beim *Fagus*-Typus. Wie stark das Bewegungsvermögen in dieser letzten Phase herabgesetzt ist, zeigt ein Versuch, den ich mit gipfelständigen Trieben in Schlusslage gemacht habe. Am Klinostat hatten vier Triebe nach 4 Tagen an der Spitze positive Krümmungen von  $4^{\circ}$ – $13^{\circ}$ , im Mittel  $7.5^{\circ}$  ausgeführt. Gegen die Basis hin hatte aber eine Hebung um einige Grad stattgefunden, so dass die Triebe sehr schwach S-förmig waren (der Endtrieb blieb ungekrümmt). Das Wachstum betrug in 6 Tagen nur etwa 7.5 Prozent. In einem andern Versuch

wurde ein fast ausgewachsenes Gipfelstück invers aufgestellt. Die Seitentriebe und der Endtrieb krümmten sich etwa  $20-30^\circ$ . Das Wachstum betrug während 6 Tage 14 Prozent. In einem Versuch, wo das Wachstum nur  $0.7\%$  betrug, blieben sämtliche Sprosse während 6 Tage vollkommen ungekrümmt (ausgenommen Lastkrümmung). Die Abnahme der tropistischen Beweglichkeit geht also — wie zu erwarten war — parallel mit der Erlöschung des Längenwachstums. Ferner beweisen die Versuche, dass die negative und die positive Reaktion in gleichem Grad abnehmen, was für das Verständnis des dauernden Geradebleibens von Wichtigkeit ist. Da ausgewachsene Fichtentriebe noch jahrelang (obwohl in sehr beschränktem Grad) ihr Bewegungsvermögen erhalten (SACHS 1882 S. 612, LUNDEGÅRDH 1916 b S. 13 und die hier zit. Literatur), so soll man vielleicht annehmen, dass die positive und negative Sensibilität noch erhalten wird und (in Verbindung mit Autoortotropismus) das Einhalten des Gleichgew.  $\wedge$  bewirken.

Infolge des Vorherrschens der geopositiven Reaktion in der mittleren Phase des Wachstums wird das Orientierungsvermögen der Triebe zugunsten positiver Nachwirkungen beschränkt. Während beim *Coleus*-Typus bei abwärts gerichteten Trieben der »Wendepunkt« etwa bei  $-90^\circ$  (S. 41) und der Bereich der Konkavkrümmungen zwischen dem Gleichgew.  $\wedge$  und  $-90^\circ$  liegt, so ist dieser Bereich bei den Fichtentrieben erster Ordnung viel enger. Der Wendepunkt liegt schon bei etwa  $-30^\circ$  bis  $-40^\circ$ , ja bisweilen bei noch kleinerem Winkel (siehe untenstehende Tabelle). In allen Lagen zwischen dem Gleichgew.  $\wedge$  bis  $320^\circ-330^\circ$  finden Konvexkrümmungen statt, in den anderen Lagen Konkavkrümmungen. Aber schon in diesem engen Gebiet macht sich der Einfluss der geopositiven Reaktion bzw. der Rektipetalität so stark bemerkbar, dass zumeist keine vollständige Aufkrümmung in den Gleichgew.  $\wedge$  vollbracht werden kann, ehe das Wachstum und die tropistische Bewegungsfähigkeit erlischt. In dem Wendepunkt ist das Verhalten der Triebe interessant, indem sich der Widerstreit der beiden Reaktionen sich in ein langes Hin- und Herschwanken oder Zögern kundgibt, bis endlich die eine oder andere von ihnen Überhand gewinnt und eine definitive Krümmung zuwegebringt. In folgender Tabelle stelle ich die Bewegungen einiger Triebe erster Ordnung zusammen<sup>1</sup>.

	Ursprüngl. Gleichgew. $\wedge$	Lage	Lageveränderung der Triebspitze nach				
			1	2	4	6	8 Tagen
Haupttrieb	$+90^\circ$	$\pm 0^\circ$	$+12^\circ$	$+46^\circ$	$+71^\circ$	$+78^\circ$	$+80^\circ$
Seitentrieb I	$+46^\circ$	$+136^\circ$	$+90^\circ$	$+66^\circ$	$+65^\circ$	$+64^\circ$	$+65^\circ$
„ II	$+58^\circ$	$-32^\circ$	$-16^\circ$	$-10^\circ$	$+4^\circ$	$+22^\circ$	$+10^\circ$
„ III	$+60^\circ$	$-30^\circ$	$-26^\circ$	$-37^\circ$	$-49^\circ$	$-78^\circ$	$-86^\circ$
„ IV	$+74^\circ$	$-16^\circ$	$-32^\circ$	$-40^\circ$	$-61^\circ$	$-73^\circ$	$-88^\circ$

Bei Seitentrieb III sehen wir eine anfängliche schwache Hebung, die dann einer positiven Bewegung Platz gibt. Sogar der Trieb IV bewegt sich positiv.

<sup>1</sup> Vergleiche meine Angabe 1916 b S. 10 und Taf. I, Fig. 1.

Dies ist um so bemerkenswerter, als er wegen seiner Kleinheit vorher sehr steil stand (im Laufe des Versuchs wuchs er kräftig). Bei Seitentrieb II sehen wir ein Beispiel auf die Kraft des schliesslich einsetzenden Autoortotropismus, indem zwischen dem 6:ten und 8:ten Tag eine Zurückkrümmung von  $12^{\circ}$  stattfindet. Die Triebe III u. IV erreichen auch bei weitem nicht die Gleichgewichtslage, obwohl die Krümmung nicht zurückgeht. Auch bei Trieb I hört die Bewegung ehe die Gleichgewichtslage erreicht ist auf, aber keine Ausgleichung findet statt, obwohl der Krümmungsbogen viel scharfer war als am Trieb II. Das abweichende Verhalten dieser Triebe erklärt sich aber leicht aus dem Umstand, dass hier negative Bewegung, in den übrigen Fällen positive Bewegung stattfand. Die negative Reaktion erlischt nämlich, wie oben erwähnt, während der Wachstumsperiode schneller (früher) als die positive Reaktion, deshalb die schliessliche Senkung.

Das starke Dominieren der geopositiven Reaktion bewirkt es, dass an längere Zeit klinostatierten Pflanzen, als sie nachher in Normalposition gestellt werden, keine steile Aufrichtung der Triebe stattfindet. Es findet nur Ausgleichung der positiven Krümmung statt, so dass die Sprosse wie vorher stehen. Die geopositive Reaktion hat folglich eine erhebliche Abklangszeit. Nach 4 Tagen am Klinostat ist noch keine Spur einer Abschwächung zu vermerken, die Triebe nehmen nachher in Normallage ihr anfängliches Aussehen an, richten sich nicht steiler hinauf. Wird kürzere Zeit (2 bis 3 Tage) klinostatiert, geht die negative Zurückkrümmung ausserordentlich langsam. Jedenfalls nimmt die Wiederherstellung der normalen Triebrichtung Tage in Anspruch, während die Krümmung aus dieser Lage in Stunden merklich fortschreitet (siehe oben). Aus diesem kann man ersehen, dass die geonegative Reaktion hier schnell überwunden wird, aber langsam wieder zur Herrschaft gelangt. Wie langsam die negative Reaktion wirkt, ersieht man aus der Bewegung des Haupttriebes (vgl. Tabelle). Nach einem Tag hat er sich nur  $12^{\circ}$  gekrümmt, während der Seitentrieb IV sich  $16^{\circ}$  bewegt hat, gegen die negative Reaktion. Wohl in Gang gesetzt steigt aber die negative Reaktion rascher als die positive an. Beim *Coleus*-Typus war der Unterschied der beiden Reaktionen zwar erheblich, im ganzen jedoch geringer als bei der Fichte.

Ein weiterer Unterschied zwischen diesen Typen besteht, wie vorher erwähnt, in der Lage des »Wendepunktes«. Bei *Coleus* beruht die tiefe Lage desselben auf dem Hinzutreten eines tonischen Faktors (S. 42). Bei *Picea*, wie beim *Fagus*-Typus (und Bäumen überhaupt) spielen aber offenbar die akroskopen und basiskopen Längskomponente keine grössere Rolle für die Orientierungsbewegungen. Eine relative Begünstigung der geonegativen Reaktion in den — Lagen kommt nicht vor, eher das Gegenteil (der Wendepunkt liegt ja oberhalb des negativen Gleichgew.  $\wedge$ :s; vgl. Tabelle). Hier wie beim *Fagus*-typus wird deshalb keine vollständige Orientierung erzielt. Dies ersieht man ja deutlich aus der Tabelle, und wiederholte Versuche mit horizontalgestellter Hauptachse gaben ein ähnliches Ergebnis. Die auf der Unterseite stehenden Triebe bleiben schwach konkavgekrümmt (mit der Spitze in Horizontal-lage) oder ganz gerade oder endlich schwach konvexgekrümmt (mit der Spitze

etwa in  $-90^\circ$ ). Die auf der Oberseite stehenden Triebe richten sich auf, bis die Spitze die Vertikale erreicht oder schwach überneigt. Sogar der Haupttrieb erreicht nur anfangs die Vertikale, später senkt er sich häufig wieder und bleibt in  $70^\circ$ — $80^\circ$  stehen. Überhaupt wird das Orientierungsvermögen (ausser durch geopositive Reaktion) durch die Rektipetalität eingeschränkt, obwohl nicht in so hohem Grad wie beim *Fagus*-Typus.

Ich habe bisher nur die Seitentriebe erster Ordnung (an der Baumgipfel) berücksichtigt, weil das geotropische Verhalten hier reiner zum Vorschein kommt. Die an älteren Ästen stehenden Triebe höherer Ordnung sind wegen ihrer Schlankheit in höherem Grad als die erstgenannten Lastkrümmungen ausgesetzt, obwohl ich diesen Lastkrümmungen keine so weitragende Bedeutung zuschreibe wie BARANETZKY (vgl. diesen Forscher 1901 S. 209 f.; LUNDEGÅRDH 1916 b S. 8, 10). Die Lastkrümmungen bewirken es namentlich, dass vertikal aufwärts fixierte Triebe sich zumeist herabkrümmen (konkav oder konvex) bis etwa zur Horizontallage. Ich führte dies früher (a. a. O. S. 10) in Anlehnung an FRANK (1870 S. 22) auf Plagiogeotropismus zurück; da es aber sehr unwahrscheinlich ist, dass diese Triebe sich anders als die oben beschriebenen verhalten, muss ich jetzt Lastkrümmung (eventuell in Verbindung mit geopositiver Reaktion) annehmen. Dieses um so mehr als abwärts geneigte Triebe fast niemals durch Aufwärtskrümmung (auch wenn eine solche eingeleitet wird) die Horizontale wieder erreichen<sup>1</sup>.

Die eigene Last verschleiert also das geotropische Verhalten der schlanken Fichtentriebe höherer Ordnung. Andererseits bekommt auch hier der Autoortotropismus zuletzt einen so starken Einfluss, dass die endgültige Stellung der Triebe auch von der Stellung des Podiums abhängt. Der Widerstreit zwischen den Angaben FRANKS, BARANETZKYS, meinen früheren Befunden und jetzigen Erfahrungen wird gelöst wenn man bedenkt, dass geotropische Bewegungen, Lastkrümmung und Autoortotropismus in den verschiedenen Entwicklungsstadien in wechselnder Weise zusammenwirken. Ferner ist es von Wichtigkeit, zwischen dem Verhalten der Triebe von erster und von zweiter Ordnung zu unterscheiden. BARANETZKYS Ausspruch (1901 S. 212), dass »der Hauptagent, welcher die Richtung der Seitentriebe der gemeinen Fichte bestimmt, ihre eigene Schwere ist« gilt nur für die schlanken Triebe höherer Ordnung, die ja in der Natur zumeist mehr oder weniger schlaff herabhängen (namentlich bei der »Pagodenform« der Fichte [1916 b S. 56, Taf. 10, Fig. 48]). Schon die Endtriebe der stärkeren »Seitenäste« sind straffer, und bei den Trieben an der Baumgipfel spielen Lastkrümmungen nur eine untergeordnete Rolle.

Ich möchte hier zum Schluss nochmals auf die interessante Tatsache hinweisen, dass bei der Fichte (wie bei dem Kiefer) auch alte Sprosssteile tropistische Krümmungen auszuführen im Stande sind. Hierdurch können sie, obwohl im ersten Jahre durch ihre Schlankheit herabgekrümmt, sich allmählich in die Gleichgewichts-

---

<sup>1</sup> Ich hatte 1915 nicht die Bewegungen hinreichend lange verfolgt, um das nachträgliche Geradestrecken der S-förmig gekrümmten Sprosse gewahr zu werden.

lage erheben. BARANETZKY weist mit Recht auf diese wichtige Tatsache hin (a. a. O. S. 213), die offenbar ein fast unerlässliches Komplement zur Schlankheit der diesjährigen Triebe darstellt. Denn sonst würden ja die Zweige, wie an Trauerbäumen, völlig herabhängend. Die älteren Sprosssteile sind, wie die jüngeren, plagiotrop. Ob die Plagiotropie hier ähnliche Ursachen wie bei den Jahrestrieben hat? Dies ist ja fast unmöglich, experimentell zu entscheiden. Durch ein Zusammenwirken von geopositiver und geonegativer Reaktion wird ja die Plagiotropie nicht erklärt (S. 35, 64), sofern man nicht zugleich einen Formfaktor, etwa Autoortotropismus annimmt.

Die Lageveränderungen der ausgewachsenen Sprosse sind recht mannigfaltig und verschiedene *Abies*-Arten können sich auch ganz verschieden verhalten. Häufig sind die Triebe im Herbst mehr oder weniger konvex gekrümmt, höchst wahrscheinlich infolge vorherrschender Geopitropie. Erst im folgenden Frühling sind sie ganz gerade. Bei *Abies concolor* im hiesigen botanischen Garten sind die Jahrestriebe im Herbst fast wagerecht, während die vorjährigen Sprosssteile schräg nach aufwärts gerichtet sind. Da sie ganz gerade sind, findet die Bewegung an der Basis (am Sprossgrund) statt. Eine solche vorherrschende Epitropie des Sprossgrundes nach der Beendigung des Längenwachstums kommt auch bei der gemeinen Fichte und einigen *Abies*-arten vor, obwohl die Abwärtsbewegung während des ganzen Winters fortgeht. Bei *Picea pungens* findet auch eine solche allmähliche Senkung des ganzen Triebes statt. Hier habe ich ausserdem die erwähnte herbstliche Konvexkrümmung an der Sprossspitze beobachtet. Bei anderen Fichten ist schon im Herbst die richtige Sprossstellung erreicht. — Der wesentliche Bewegungsfaktor bei dieser Schlussorientierung ist meiner Meinung nach die Rektipetalität. Sonst wäre es nicht zu verstehen, dass trotz der geschilderten Differenzen bei allen Fichtenarten der neue Trieb schliesslich etwa als Fortsatz der alten Achse eingestellt wird. Nur so lange die geotropischen Vorgänge (negative Reaktion, Epitropie) walten, kann der Trieb eine andere Lage einnehmen und auch gekrümmt sein.

Man soll selbstverständlich nicht annehmen, dass der Trieb in der autotropen Phase ageotropisch ist. Die Tatsachen beweisen das Gegenteil. Nach Gipfelzerstümmelung richten sich eben die vorjährigen Sprosssteile negativ geotropisch auf (SACHS 1882 S. 612, BARANETZKY 1901 S. 215, LUNDEGEÅRDH 1916 b S. 13 f.). Ob freilich die geotropischen Vorgänge in verholzten Sprossen in derselben Weise wie in den schneller beweglichen Jahrestrieben vor sich gehen, mag dahingestellt sein (vgl. FITTING 1913). Für eine Art Fixierung der geopositiven Reaktion in ausgewachsenen Sprosssteilen sprechen meine Erfahrungen an *Coleus*. Ich habe S. 52 gezeigt, dass in Stecklingen die geopositive Reaktion in den älteren Teilen sehr lange erhalten wird, während sie in den jüngeren Teilen schneller abklingt.

### Der Kiefer.

Auch die *Pinus*-Triebe sind anfangs steil aufgerichtet, aber viel entschiedener negativ geotropisch als die Triebe erster Ordnung von *Picea*. Bei *Pinus* stehen alle Seitentriebe, auch von höherer Ordnung, anfangs vertikal (HOFMEISTER 1868 S. 606, BARANETZKY 1901 S. 203, LUNDEGÅRDH 1916 b S. 11) und reagieren, wenn sie horizontell oder umgekehrt gestellt werden, rein negativ geotropisch, wobei immer starke Überkrümmungen entstehen, die später ausgeglichen werden. Auch bei *Pinus* erfahren die schlanken Triebe recht stark Lastkrümmung. In einem Versuch mit einer abgeschnittenen horizontell gelegten Baumgipfel (Trieblänge = etwa 15–20 Zm.) senkten sich die Triebenden im Lauf von vier Stunden etwa  $20^\circ$ . Dann begann aber die geotropische Aufkrümmung, so dass sie nach weiter 5–8 Stunden die Horizontale wieder erreicht hatten. Im unteren Teil blieb eine geringe Lastkrümmung noch nach sieben Tagen erhalten, die Triebe hatten hier schwache S-Form. Beim Kiefer dominiert also der negative Geotropismus in allen Trieben über die Lastkrümmung.

Wenn man *Pinus*-Triebe in diesem Stadium der Ortotropie auf den Klinostat bringt, so pflegen sie lebhaft zu nutieren<sup>1</sup>. Ich kann hierin meine frühere Angabe (a. a. O. S. 11) bestätigen, auch betreffs der »Hyponastie«. Tatsächlich beobachtet man an isolierten Seitenästen (a. a. O. S. 12, vgl. Fig. 14), dass die Nutationen vorzugsweise in der Richtung der ehemaligen physikalischen Oberseite gehen. In Fig. 14 ist ein zwei Tage klinostatiertes Zweigende abgebildet, das mit der Hauptachse einen Winkel von  $35^\circ$  bildete. Beim Anfang des Versuchs waren die Triebe halb ausgewachsen und standen folglich lotrecht (Fig. 14, Pfeilrichtung). Am Klinostat fand aber Krümmung im Sinn einer Hyponastie statt. Die Deutung dieser Krümmung nach der physikalischen Oberseite bereitet einige Schwierigkeit. Um eine Fortsetzung der positiv geotropischen Krümmung (vgl. BARANETZKY 1901 S. 205) kann es sich hier nicht handeln, denn die Triebe waren ja vor dem Klinostatieren völlig gerade. Weiteren Studien bleibt es vorbehalten, zu untersuchen, ob die »Hyponastie« eine besondere geotropische Reaktion darstellt oder ob innere Reize mit im Spiel wären. In meiner früheren Mitteilung (1916 b S. 11) habe ich angegeben, dass am Klinostat nur abgeschnittene Seitenzweige solche Hyponastie ihrer jungen Triebe aufweisen. Spätere Versuche von mir haben bestätigt, dass an intakten Seitenzweigen (wo also ganze Bäume oder Baumgipfel verwendet wurden) die Hyponastie nicht zum Vorschein kommt. Deshalb wurde BARANETZKY, der mit Bäumen in Töpfen gearbeitet hat, nicht dieser

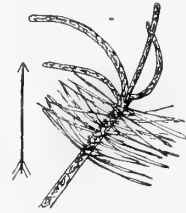


Fig. 14.

<sup>1</sup> Die Triebe sind auch sehr empfindlich gegen mechanische Biegungen, weil sie wenig elastisch sind. Am Meer verursacht deshalb der Wind einseitige Krümmungen, die immerfort durch den Geotropismus ausgeglichen werden.

merkwürdigen Krümmungen gewahr. — Worauf beruht es nun, dass die *Pinus*-Triebe schliesslich plagiotrope Lage einnehmen?

Wenn man ziemlich ausgewachsene, obwohl noch senkrecht stehende Triebe (d. h. eine abgeschnittene Baumgipfel mit solchen Trieben) auf den Klinostat bringt und sie hier längere Zeit rotieren lässt, so bekommt man eine Geradestreckung derselben, d. h. eine Bewegung nach der früheren Unterseite hin, zu sehen. In einem Versuch benutzte ich eine Baumgipfel mit drei Seitenästen (der Haupttrieb war weg). Die Triebspitzen standen völlig lotrecht, der untere Teil war in bekannter Weise schwach konkav. Nach drei Tagen am Klinostat spreizten die Triebe schwach auseinander. Nach fünf Tagen bildeten sie mit der Hauptachse einen Winkel von etwa  $40^\circ$ . In einem andern Versuch (Fig. 15) wurden die Triebbewegungen einer kräftigen Baumgipfel durch Regi-

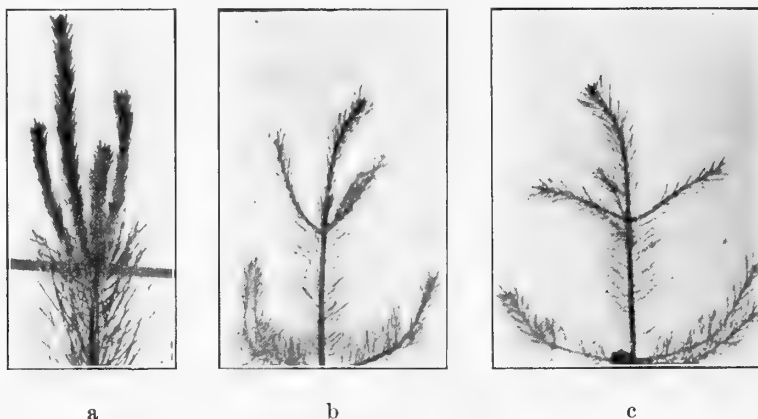


Fig. 15.

strierungen am Klinostat verfolgt. Aus folgender Tabelle ersieht man, wie sich zwei apikale Seitentriebe gesenkt haben (vgl. Fig. 15 a, b).

	0	1	2	5	7 Tage
A	$90^\circ$	$88^\circ$	$74^\circ$	$69^\circ$	$64^\circ$
D	$90^\circ$	$82^\circ$	$70^\circ$	$50^\circ$	$46^\circ$

Am achten Tag wurde die Gipfel in Normallage gestellt. Nach drei Tagen stand A bei  $30^\circ$ , B bei  $38^\circ$ . Die Triebe waren jetzt völlig gerade bis auf  $10^\circ$ – $20^\circ$  Konkavkrümmung an der Basis und eine sehr schwache (etwa  $5^\circ$ ) Konvexkrümmung an der Spitze. Nach zehn Tagen stand A  $17^\circ$ , D  $20^\circ$  über der Horizontalen; die Konvexkrümmung an der Spitze war verstärkt (Fig. 15 c).

Durch diese Versuche wird bewiesen, dass das Plagiotropwerden der *Pinus*-Triebe nicht, wie BARANETZKY (1901 S. 204) meint, hauptsächlich auf einer Lastkrümmung (Senkung) der Triebe beruht. Die Senkung findet, wie wir gefunden,



auch am Klinostat statt und verläuft hier wenig langsamer als in der Natur. Die Lastkrümmung verstärkt (beschleunigt) selbstverständlich das Geradestrecken, seine wesentliche Ursache ist sie aber nicht. Beruht nun das Plagiotropwerden auf Epitropie (geopositiver Reaktion) oder auf Rektipetalität? — Eine nähere Analyse des Vorgangs lehrt, dass die Bewegungen des Triebgrundes und des Triebes an sich auseinandergehalten werden müssen.

Das Verhalten des Triebgrundes spielt eine grosse Rolle für die Senkung. Die apikal stehenden Knospen bilden ziemlich spitze Winkel mit der Achse. Die jungen, senkrecht stehenden Triebe an der Baumgipfel sind deshalb an der Basis nur schwach gekrümmt. Mit dem Auswachsen der Triebe und dem Fertigstellen der Gewebe (Verholzung usw.) senkt sich aber der Triebgrund bedeutend. Schon durch diese Bewegung des Triebgrundes wird der ganze Trieb erheblich gesenkt. Bei den oben gemessenen Trieben A u. B bildete der Sprossgrund anfangs einen Winkel von etwa  $20^\circ$  mit dem Haupttrieb. Schon nach einem Tag hatte er sich um einige Grad gesenkt. Nach 2 Tagen waren die Winkel  $60^\circ$  und  $45^\circ$ , also eine Senkung von  $40^\circ$  und  $25^\circ$ . Da die Spitze zu gleicher Zeit eine Bewegung von  $16^\circ$  bzw.  $20^\circ$  durchgemacht hatte, so sieht man, dass die Triebe jetzt stärker gekrümmt sind als in der Anfangsstellung. Diese Krümmungsverstärkung ist offenbar nichts anderes als nachwirkender negativer Geotropismus (bzw. Hyponastie?). Schon BARANETZKY (1901 S. 205) machte ja auf die starke Nachwirkung derselben aufmerksam. Erst am fünften Tag ist diese Nachwirkung etwas abgeklungen und der Trieb beginnt sich gerade zu strecken.

Verfolgen wir sodann weiter das Verhalten des eigentlichen Triebes, so lehrt der erwähnte Versuch, dass die negativ geotropische Empfindlichkeit während des Geradestreckens sehr herabgesetzt ist. Denn als die Pflanze vom Klinostat abgenommen und in die Normallage versetzt wurde fand ja gar kein Aufrichten, sondern im Gegenteil eine (wohl durch Lastkrümmung beschleunigte) Senkung statt. Aber der Trieb besitzt auch keine merkbare Epitropie. Denn Überkrümmungen werden nicht oder nur spurenweise beobachtet. Allem Anschein nach wird der *Pinus*-Trieb niemals in wesentlichem Grad epitropisch<sup>1</sup> und die Geradestreckung deutet man am besten als Rektipetalität. Die Triebe werden übrigens selten im ersten Jahre ganz gerade sondern sind zumeist schwach nach oben gekrümmt. Erst nach dem Anfang des Dickenwachstums (im zweiten oder dritten Jahr) pflegt die Rektipetalität ihr Ziel völlig zu erreichen.

Im Gegensatz zum oberen Teil des Triebes führt, wie gezeigt, der Triebgrund eine selbständige Abwärtsbewegung aus, die man wohl als epitropisch bezeichnen kann, obwohl anatomisch-morphologische Verhältnisse in unbekanntem

<sup>1</sup> Die gegenteiligen Angaben BARANETZKYS (1901 S. 306) habe ich schon früher als fehlerhaft oder wenigstens unklar zurückgewiesen (a. a. O. 1916 b S. 12). Auch jetzt kann ich beim Durchlesen der betreffenden Stelle nicht anderes finden, als dass BARANETZKY einen Einfluss der oben beschriebenen rätselhaften Hyponastie beobachtet hat.

Grad mitspielen dürften (die Seitenknospen werden wohl z. T. von dem anwachsenden Haupttrieb zur Seite gedrängt).

Betreffs der Orientierungsbewegungen der *Pinus*-Triebe, wenn dieselben eventuell aus ihrer natürlichen Lage gebracht werden, so ist zu sagen, dass sie, wie bei der Fichte und den vorher geschilderten Laubbäumen, in hohem Grad durch die nachhaltig wirkende Rektipetalität eingeschränkt (allmählich ausgeglichen) werden. Die schliesslich eingenommene Stellung der Triebe stellt daher einen Resultanten zwischen der negativ geotropischen Reaktion und der Rektipetalität dar, wozu sich die Lastkrümmung gesellt. Bei den Seitenzweigen mit langen Trieben senken sich demnach alle Triebe etwa in dieselbe Lage (die Seitenzweige von *Pinus* sind bekanntlich nur schwach dorsiventral), wobei die physikalisch unteren schwach konkav, die oberen schwach konvex gebogen sind. Auf diese Weise wird eine gewisse Dorsiventralität im Sprossbau erzielt. Bei kürzeren Trieben tritt die Lastkrümmung zurück und die Rektipetalität gewinnt grössere Herrschaft. Die unteren Triebe sind schräg nach unten, die oberen steil nach oben gerichtet, während der Endtrieb in der Verlängerung der Zweigachse steht. Bei solchen kürzeren Trieben ist aber auch die Knospenbildung namentlich auf die Flanken und die Unterseite beschränkt, die Dorsiventralität bleibt also auch hier erhalten.

Der negative Geotropismus ist zwar, wie oben erwähnt, während des Geradestreckens sehr herabgesetzt, jedoch nicht vernichtet, und er wird auch in den in die Dicke wachsenden Stämmen erhalten. Ein Seitenzweig, der nach unten gebogen und in dieser Lage fixiert wird, hebt sich, wie ich mehrmals beobachtet habe, durch Krümmung auch der älteren Sprossteile — ähnlich wie bei der Fichte, obwohl hier schwächer.

### **Der *Prunus Padus*-Typus** nach BARANETZKY.

(*Evonymus*, *Alnus*, *Quercus*, *Acer*, *Aesculus*, *Fraxinus*, *Sorbus aucuparia*, *Betula*,  
*Rosa* u. a.)

Alle diese Holzpflanzen unterscheiden sich von den vorhergehenden dadurch dass ihre Triebe von Anfang an die plagiotope Richtung einhalten, in der sie auch fernerhin wachsen und verholzt werden, wenn die Äste in der natürlichen Lage verharren (über Gipfelkrümmungen siehe BARANETZKY 1901 S. 161/162). Sie nähern sich in ihrem geotropischen Verhalten dem *Coleus*-Typus (den krautartigen Pflanzen), ohne jedoch mit demselben völlig übereinzustimmen. Denn ihre Triebe haben ein weniger vollkommenes Orientierungsvermögen, infolge der starken Rektipetalität mit der wir schon bekannt geworden sind.

BARANETZKY (1901 S. 168 ff.) hat *Prunus Padus*, *Evonymus*, *Acer*, *Aesculus* und *Fraxinus* untersucht. Meine Beobachtungen erstrecken sich über *Evonymus*, *Alnus*, *Quercus*, *Rosa*, *Sorbus* und *Betula*. Da meine Versuche über das Orientie-

rungsvermögen dieser Holzpflanzen im Wesentlichen BARANETZKY'S Befunde bestätigen, so beschränke ich mich auf eine kurze Darstellung.

Die Triebe reagieren schwach epitropisch. Wird eine ortotrope Achse horizontal gebogen, so erfahren deshalb die auf der Oberseite stehenden Triebe eine Aufwärtskrümung, die aber selten so weit geht, dass die Triebspitze den Gleichgew.  $\wedge$  jenseits der Vertikalen erreicht. Die auf der Unterseite stehenden Triebe erfahren, wenn die Epitropie schwach ist, eine geotropische Aufkrümung, sofern nicht die Neigung zu gross ist (z. B. *Alnus*). Bei stärkerer Epinastie (z. B. *Evonymus*) tritt schon bei ziemlich geringer Neigung Konvexkrümung auf, die aber hier fast niemals bis zum positiven Gleichgew.  $\wedge$  fortschreiten kann. Im grossen und ganzen verhalten sich also die Triebe des *Evonymus*-Typus wie die Triebe erster Ordnung der Fichte (S. 67). Das mangelhafte Orientierungsvermögen kann entweder auf schwachem tropischen Reaktionsvermögen (z. B. *Rosa*, *Quercus*) oder auf grossen inneren Widerständen beruhen. Wie schon gesagt sind alle Triebe ausgesprochen rektipetal. Die anfänglichen Krümmungen werden deshalb, wie bei den vorherigen Typen, schliesslich zum grossen Teil wieder ausgeglichen.

Wir kommen nunmehr zur Frage, ob die »Epitropie« hier geisch induziert ist. Meine eigenen im letzten Sommer angestellten Klinostatversuche mit *Evonymus*, *Rosa*, *Quercus* und *Alnus* scheiterten daran, dass die abgeschnittenen in Wasser gesetzten Zweige leicht welkten oder dass die Triebe, obwohl turgescent, nicht deutlich reagieren wollten. Ich habe mir deshalb bisher leider kein eigenes Urteil über das Abklingen der Epitropie bilden können. BARANETZKY, der anscheinend mit grösserem Erfolg gearbeitet hat, macht mehrere Angaben, aus denen man den Schluss ziehen kann, dass die untersuchten Triebe geopositiv (und geonegativ) reagieren. Normalwachsende Triebe erleiden am Klinostat eine Krümung nach der früheren Unterseite. Aber auch Triebe, die durch Umbiegen der Tragachse zu geotropischen Krümmungen veranlasst wurden, krümmen sich am Klinostat nach der physikalischen (nicht morphologischen) Unterseite (a. a. O. 1901 S. 168). Triebe, die in der Lotrichtung standen, blieben aber am Klinostat ungekrümmt. Diese Angaben stimmen gut mit dem was ich bei *Coleus* gefunden. Leider sind sie sehr summarisch mitgeteilt und man vermisst fast überall Angaben über die Stärke der Krümung und über den Zeitverlauf. Im allgemeinen scheint die »Gegenkrümung« auffallend rasch einzusetzen. S. 168 wird angegeben, dass der Ausgleich der Primärreaktion »unmittelbar« anfängt. Für *Evonymus* gibt BARANETZKY etwas genauere Angaben und eine schematische Abbildung (Fig. 6, S. 183). Zwei Seitentriebe, die vorher eine geotropische Aufkrümung senkrecht zur Insertationsebene um  $60^{\circ}$ — $70^{\circ}$  ausgeführt hatten, waren nach 5-stündigem Klinostatieren erheblich geradegestreckt, ja, sogar an der Mitte konvex gekrümmt. Nach 18 Stunden sind auch die Triebspitzen deutlich übergekrümmt. Diese Krümung erhielt sich noch nach 42 Stunden. Auch wenn die Triebe durch völliges Inversstellen der Hauptachse eine geotropische Aufkrümung nach der früheren Unterseite erfahren, schlug diese nachher am Klinostat in eine deutliche Konvexkrümung über. Es unterliegt

also keinem Zweifel, dass nicht den *Evonymus*-Trieben positiv geotropisches Reaktionsvermögen zukommt. Dass sie negativ geotropisch sind geht u. a. aus der Angabe hervor (a. a. O. S. 182), dass die Aufkrümmung viel stärker als gewöhnlich einsetzt, wenn die Triebe (wie in dem eben zitierten Versuch) in Flankenstellung gebracht werden; in diesem neuen Plan liegt ja noch keine geopositive Reaktion vor (vgl. S. 30; bei BARANETZKY findet man keine Angaben über die in dieser Lage auftretende Resultantbewegung).

In ähnlicher Weise wie *Evonymus* verhalten sich die plagiotropen Triebe einer von mir untersuchten *Fuchsia*-Art. Auf dem Klinostat trat bald starke Epitropie auf; die Stärke der Einkrümmung war dem Neigungswinkel proportional; die Triebe mit grossem natürlichem Neigungswinkel wiesen also die intensivste Reaktion auf. Dass diese geopositiv ist und dass die Sprosse ausserdem geonegativ reagieren, zeigte sich bei weiterer Untersuchung. Die Epitropie ging nach einigen Tagen zurück. Jetzt richten sich die Sprosse, wenn der Topf in Normallage gestellt wird, völlig auf. Bringt man ihn nach einem Tag wieder auf den Klinostat, so wird die epitrope Krümmung bedeutend schwächer als zum ersten Mal. Bei *Fuchsia* habe ich auch eine erhebliche Pendlung der Triebe auf dem Klinostat beobachtet. In folgender Tabelle teile ich die Lageveränderungen von zwei Triebspitzen<sup>1</sup> mit (die Triebe hatten nach mehrtägigem Klinostatieren eine negative Krümmung bis  $+90^\circ$  gemacht; nach 24 St. wieder auf den Klinostat).

14. XI	15. XI		16. XI		17. XI	
	12 M.	6 N. M.	9.30 V. M.	6.30 N. M.	12 M.	7.15 N. M.
$0^\circ$ $0^\circ$	$+50^\circ$ $+80^\circ$	$0^\circ$ $+30^\circ$	$+10^\circ$ $+20^\circ$	$-20^\circ$ $-30^\circ$	$0^\circ$ $0^\circ$	$-5^\circ$ $+15^\circ$

Auch in kürzeren Zeiträumen ist die Bewegung erheblich. Ähnliche Schwingungen fand ich bei jungen Seitentrieben von *Lamium purpureum*. Da sie mehrere Tage, ja wochenlang fortsetzen, stellen sie wohl z. T. autonome Nutationen vor.

Bei *Prunus Padus* liegt auch geopositive Reaktion vor. BARANETZKY zeigt nämlich (S. 171), dass aus Knospen, die schon im Herbst vertikal gestellt werden, Triebe hervorgehen, die sich nicht epitropisch krümmen, während im Frühjahr die geische Induktion schon stattgefunden hat. Bei der Rosskastanje sind die Knospen schon im Herbst perzeptionsfähig (vgl. *Fagus* S. 58).

Es bleibt übrig, mit einigen Worten nochmals die zweifache Natur der BARANETZKY'schen »Gegenkrümmung« zu berühren. Wie eingangs erwähnt wirft er in diesen Begriff ganz verschiedenartige Dinge zusammen, nämlich geopositive Reaktion (»Epinastie«) und Rektipetalität, was am bestem aus seinem Ausspruch hervorgeht, dass

<sup>1</sup> Als Partialablenkung.

»nach jeder Krümmung eine Gegenkrümmung entsteht.« Dass durch Rektipetalität der Krümmungsbogen abgeflacht wird, ist heute wohl bekannt. Und zumeist wird wohl angenommen, dass diese autotropische Gegenreaktion durch die vorhandene Krümmungsreaktion ausgelöst wird. Als BARANETZKY starke Überkrümmungen beobachtet, so hat höchst wahrscheinlich und in gewissen Fällen sicherlich etwas anderes vorgelegen, nämlich eine tropistische Antireaktion. Betreffs der Seitentriebe ist die Natur dieser Antireaktion durch meine Untersuchungen aufgeklärt. BARANETZKY beschreibt aber auch bei Haupttrieben (Gipfelsprossen) von *Philadelphus coronarius*, *Aesculus Hippocastanum* und *Acer platanoides* sowie bei *Phaseolus*-Epikotylen Überkrümmungen. Die Überkrümmung ist »meistens ziemlich schwach, manchmal kaum wahrnehmbar« (1901 S. 145); hier mag nur Rektipetalität Schuld an ihr gewesen. Bisweilen kann sie auch »sehr intensiv sein« — soll man auch hier Rektipetalität annehmen? Ausgeschlossen ist es natürlich nicht, dass in stark rektipetalen Organen erhebliche Überkrümmungen zu stande kommen; und oben haben wir ja gesehen, dass Holztriebe im allgemeinen stark rektipetal sind. Die Sprosse von *Coleus* zeigten aber nicht Überkrümmungen, wenn nicht geopositive Reaktion hinzukam. Ich kann deshalb nicht umhin, die Möglichkeit anzudeuten, dass die auffallend schnelle Rückkrümmung und Überkrümmung (bei *Philadelphus* sogar nach 3 Stunden schon Überkrümmung) auf geopositiver Reaktion beruhe. Bei *Coleus* haben wir zwar bei Haupttrieben eine absolute Abwesenheit von geopositivem Reaktionsvermögen gefunden, die von BARANETZKY untersuchten Triebe könnten sich aber anders verhalten. Haben wir doch gesehen, dass bei *Coleus* Triebe völlig ortotrop wachsen können, obwohl sie geopositiv reagieren. Es kommt hier offenbar nur darauf an, dass die geonegative Reaktion stärker als die geopositive ist. Und nach BARANETSKYS Angaben zu urteilen ist die »Gegenreaktion« bei den Haupttrieben bedeutend schwächer als die Primärreaktion. Ich möchte aber an dieser Stelle auch das Verhalten der Hauptwurzeln erwähnen. Diese sind nur schwach rektipetal, zeigen aber starke »Gegenreaktion« an der Spitze, wie ich in einer besonderen Arbeit darlegen werde. Hiermit ist prinzipiell bewiesen, dass Überkrümmungen autotropisch bedingt sein können. — BARANETZKY (1901 S. 151) hat auch nach mechanisch aufgezwungenen Krümmungen Gegenkrümmung erreicht (an Epikotylen von *Phaseolus* und *Ricinus*, nicht von *Helianthus*, *Raphanus*, *Lepidium*), was sehr bemerkenswert ist und für innere Ursachen spricht (vgl. auch MORGENSTERN, 1913, S. 27). Ähnliche Versuche mit Holztrieben scheint er merkwürdigerweise nicht vorgenommen zu haben. Überhaupt verdient die ganze Frage der »Gegenkrümmung« an Sprossen gründliche Untersuchung. Namentlich wäre die Beziehung zwischen den bemerkenswerten »Pendlungen« (vgl. auch oben über *Fuchsia* und *Lamium*) und den sogen. »autonomen Nutationen« zu erforschen. Vielleicht sind die beiden Erscheinungen identisch.

Wie die Antireaktion auch zustandekommen mag, durch besondere geotropische Induktion oder autotropisch, so kann durch sie, wie S. 39 gezeigt, der Plagiogeotropismus nicht erklärt werden. Die Antireaktion kann niemals erklären, wes-

halb die Aufwärtsbewegung des Seitensprosses bei einem bestimmten Winkel aufhört, welchen Weg dabei durchgelaufen sein mag und wie stark oder schwach der Krümmungsbogen ist. Kommt kein besonderer richtungsbestimmender Faktor hinzu, so wird die schliesslich erreichte Neigungslage völlig in konstant. Die Richtigkeit dieser Auffassung wird in schlagender Weise durch das Verhalten der meisten Baum- und Strauchspresse bewiesen. Wie aus vorigem Kapitel hervorgeht, sind diese nicht plagiogeotrop in der Meinung, dass sie, wenn aus ihrer Lage verrückt, nach einem bestimmten Winkel zur Lotlinie zurückstreben. Sondern ihre Stellung ist wesentlich als einen Resultant zwischen negativem Geotropismus und Rektipetalität aufzufassen. Die geopositive Reaktion unterstützt die Rektipetalität und wirkt ausserdem vielfach bestimmend für die Bewegungsrichtung; da aber zumeist die Rektipetalität dominiert, ist ihr orientierender Einfluss vorübergehend oder jedenfalls beschränkt.

Die meisten Baumtriebe gehören also zu einem besonderen physiologischen Typus, der, trotz aller Artverschiedenheit, das Merkmal eines unvollkommenen Plagiogeotropismus trägt. *Coleus* repräsentiert dagegen den vollkommenen Plagiogeotropismus, der überhaupt unter krautartigen Pflanzen (und bei Wurzelsystemen) ziemlich verbreitet zu sein scheint. Die Baumtriebe kann man also *pseudoplagitrop*, die *Coleus*-Triebe und Seitenwurzeln *euplagiotrop* nennen. Im letzten Kapitel werde ich einiges über die Bedeutung dieser beiden Haupttypen der Plagiotropie für die Architektonik und die Ökologie der Pflanzen hinzufügen.

---

## KAP. VIII.

### Diageotrope Organe. Photische und thermische Stimmungsvorgänge.

Der Vollständigkeit halber möchte ich hier die diageotropen Organe und die Umstimmungsvorgänge einer Besprechung unterziehen. Die Epheusprosse sind nach SACHS (1878 [1892 S. 1044]) plagiotrop in derselben Weise wie die Nebenwurzeln und SACHS deutet die Sache so, »dass die geotropische Wirkung rascher als der Sinus des Neigungswinkels ( $\sin \gamma$ ) abnimmt». Schreiben wir diese Abnahme der geotropischen Reaktion auf das Konto der basiskopen Längskomponente, so haben wir beim Epheuspross Euplagiogeotropismus nach dem *Coleus*-Typus. Sehr interessant ist die gleichzeitige »Photoepinastie«, denn diese wird nach SACHS durch vorherige einseitige Beleuchtung induziert und tritt im Dunkeln und in Flankenstellung als sehr langsam (in einigen Wochen) abklingende Nachwirkung hervor — ist also der geopositiven Reaktion bei *Coleus* völlig analog und dient offenbar beim Epheu demselben Zweck, nämlich der Vergrösserung des Neigungswinkels. Ferner erleichtert die Photonastie das Orientieren, denn sie bewirkt ein ziemlich schnelles Krümmen des vertikalgestellten Sprosses. SACHS und CZAPEK (1898 S. 259) nehmen ferner negativen Phototropismus an, der sehr langsam wirken soll. Offenbar ist aber die Photonastie nichts anderes als die Nachwirkung dieser langsam induzierten Reaktion, sie ist also eine photonegative Reaktion, ganz analog mit der von mir analysierten geopositiven Reaktion. Ob ausserdem eine photische Beeinflussung der geotropischen Stimmung vorkomme, scheint mir durch die vorliegenden Angaben (siehe auch OLTMANNS 1897 S. 27) nicht entschieden zu sein.

Auch bei vielen anderen plagiotropen Sprossen, z. B. *Tropaeolum*, *Atropa* u. a. (siehe CZAPEK 1898 S. 266) spielen phototropische Vorgänge mit hinein. Da ausgedehntere Untersuchungen nicht vorliegen (über *Tropaeolum* siehe SACHS a. a. O. S. 1049) kann ich nicht auf sie eingehen.

Eine grosse Zahl plagiotroper und namentlich diatroper Sprosse richten sich im Dunkeln negativ geotropisch auf, z. B. *Rubus*-Schösslinge, Ausläufer von *Fragaria*, *Lysimachia Nummularia*, *Glechoma hederacea*, ferner die von LIDFORSS (1903, 1908) als bei niedriger Temperatur plagiotrop gefundenen *Holosteum*,

*Lamium purpureum* u. a. Doch scheint hier der plagiotope Wuchs nicht etwa durch negativen Heliotropismus mit bedingt zu sein (s. CZAPEK 1895 S. 41, OLT-MANNS 1897, LIDFORSS 1903).

Die Ursachen der Plagiotropie dieser Organe kennt man nicht und es darf wohl vorausgesetzt werden, dass dasselbe Resultat auf verschiedene Wege erreicht werden kann. Meiner Meinung nach ist es aber jedenfalls nicht bewiesen, dass die betreffenden Organe »echt transversalgeotropisch« wären. Die meisten der erwähnten Organe sind epitropisch; so die psykroklinen Sprosse (LIDFORSS 1903 S. 352, 360). Für die *Rubus*-Schösslinge gibt CZAPEK (1895 S. 39) an, dass sie in  $+90^\circ$  durch verstärktes Längenwachstum der Oberseite in die Horizontallage zurückkehren, während der Flankenstellungsversuch kein Ergebnis liefert; die Epitropie scheint also hier sehr schwach zu sein. Jedoch ist sie umkehrbar (CZAPEK a. a. O); dasselbe gilt für die psykroklinen Sprosse (wenigstens *Holosteum* nach LIDFORSS 1903 S. 353). Die plagiotropen Sprosse von *Lysimachia Nummularia* entbehren nach CZAPEK (S. 40) Epitropie; im Winter sollen sie aber nach LIDFORSS (S. 365) epinastisch sein.

Für *Rubus*- und Erdbeerausläufer gibt CZAPEK (S. 40) an, dass sie sich aus  $-90^\circ$  viel rascher hinaufkrümmen als sich in  $+90^\circ$  gestellte Ausläufer abwärts bewegen. Dies scheint mir dafür zu sprechen, dass sie negativ geotropisch sind und dass die Plagiotropie durch Hemmungswirkung der basiskopen Längskomponente zu stande kommt. Dass die Hemmung in den  $+$  Lagen so stark sei, dass sich der Spross nicht über die Horizontale zu erheben vermag, erscheint theoretisch sehr gut möglich. Tatsächlich habe ich z. B. bei *Coleus* zuweilen auch sehr niedrige Neigungslagen gesehen. Die geopositive Reaktion war in diesen Fällen, wie zu erwarten, aussergewöhnlich intensiv. Bei den *Rubus*- und *Fragaria*-sprossen dürfte mit einem von Haus aus schwachen negativen Geotropismus dasselbe erreicht sein.

Bei den psykroklinen Sprossen ist die Neigungslage von der Temperatur abhängig. Bei  $20^\circ$ — $30^\circ$  C. sind die Sprosse völlig ortotrop (LIDFORSS 1903 S. 350, 360). Bei einigen Graden über Null sind sie diatrop und stark epinastisch. Bei zwischenliegenden Temperaturen nehmen sie klinotrope Lagen an. Die Psykroklinie dürfte wohl auf einem durch immer stärker werdende Epinastie immer mehr kompensierten negativen Geotropismus beruhen. Ausserdem muss man natürlich, da diese Organe euplagiotrop sind, eine Hemmungswirkung der basiskopen Komponente auf die geonegative Reaktion annehmen. Bei sehr niedriger Temperatur hat LIDFORSS sogar eine schräg abwärts gerichtete Lage der Sprosse beobachtet. Die Epinastie ist hier offenbar stärker als die in optimaler Reizlage induzierte geonegative Reaktion<sup>1</sup>. Was die Epinastie anbetrifft, so ist sie höchst wahrscheinlich

<sup>1</sup> Nach meinen Beobachtungen ist auch die Neigungslage in diesem Fall sehr inkonstant und die weitere Einkrümmung wird häufig nur durch den Widerstand des Erdbodens verhindert.



eine geopositive Reaktion. Sie ist nämlich umkehrbar (s. oben); ferner klingt sie bei längerer Klinostierung, wie ich gefunden habe, aus. Durch Temperatursenkung wird das Intensitätsverhältnis der beiden Reaktionen zugunsten der Epitropie verschoben. Auch durch Licht wird, wie erwähnt, das dynamische Gleichgewicht verschoben, indem im Dunkeln die Epitropie sehr geschwächt wird (s. LIDFORSS 1903 S. 360).

Um die Plagiotropie der psykroklinalen Organe zu erklären, braucht man, nach dem vorliegenden Tatsachenmaterial zu urteilen, also nicht »echten Plagiogeotropismus« bzw. Transversalgeotropismus anzunehmen, sondern die Erscheinungen lassen sich unschwer unter Hinweis auf meine im ersten Abschnitt dargelegten Befunde erklären. Zur näheren Beleuchtung möchte ich folgendes über das Verhalten der psykroklinalen Pflanzen nachholen. Nach LIDFORSS (1908 S. 617) richten sich die bei niedriger Temperatur diatropen Sprosse »sofort« auf, wenn sie verdunkelt werden; werden sie aber vertikal aufwärts oder abwärts gerichtet, so dauert es Tage und Wochen, bis sie die horizontale Wachstumsrichtung wieder einschlagen. Bei *Lysimachia Nummularia*, die plagiotrop, obwohl nicht epinastisch ist, nimmt nach LIDFORSS (1908 S. 7) die Abwärtskrümmung aus  $+90^\circ$  mehrere Tage in Anspruch, ein Beweis dafür, dass nicht »Transversalgeotropismus« vorliegt, sondern eine in ähnlicher Weise wie bei den Nebenwurzeln verursachte Plagiotropie. Diese sind ja häufig sehr schwach positiv geotropisch (»hyponastisch«). Die Krümmung nach aufwärts aus  $-90^\circ$  nimmt hier auch lange Zeit in Anspruch. — Auch in den von OLTMANN (1897) beschriebenen Umstimmungsvorgängen bei Verdunklung und Belichtung dürfte es sich um Schwächung oder Verstärkung der geopositiven Reaktion handeln. Überhaupt sind die »psykroklinalen« und »photoklinalen« Vorgänge einander sehr ähnlich.

Eine Angabe von LIDFORSS, die für die Deutung der Plagiotropie psykroklinaler Sprosse sehr wichtig ist, habe ich berichtigen können. Nach LIDFORSS sollen nämlich die aufrechten Sprosse von u. a. *Lamium purpureum* nicht epinastisch sein (1903 S. 372). Dies ist unrichtig. Ich habe im Herbst die von aussen geholten Pflanzen in den Termostat bei  $26^\circ$  gestellt. Die Sprosse richteten sich bald auf. Dann wurden sie im Versuchszimmer bei Lichtzutritt weiter kultiviert. Am Klinostat erfuhren nun die ortotropen Sprosse immer starke epitrope Krümmungen (bis zu  $180^\circ$ ), auch wenn sie eine bis zwei Wochen aufrecht gewachsen waren. Die Variation ist zwar gross, auch kann die Schnelligkeit der Bewegungen sehr verschieden sein, früher oder später kommt aber die Epitropie zum Vorschein<sup>1</sup>. Das Aufrichten der plagiotropen Sprosse durch Verdunkeln oder Temperaturerhöhung beruht also nicht auf dem Verschwinden, sondern auf dem Überwinden der Epitropie, ähnlich wie bei *Coleus*-Stecklingen.

Durch den Ausfall meiner Versuche wird nunmehr der Befund LIDFORSS' erklärt, dass aufrechte Sprosse auch auf dem Klinostat bei niedriger Temperatur

<sup>1</sup> Es kann z. B. in Ausnahmefällen 2 Tage dauern, bis sie hervortritt.

eine Senkung erfahren. Offenbar beruht dies auf der schon vorhandenen Epitropie, die nach dem Abklingen der geonegativen Reaktion zum Vorschein kommt. Die Beschreibung, welche LIDFORSS auf diesen Vorgang gibt (1908 S. 10 bei *Corydalis*) stimmt auch völlig mit meinen Klinostatversuchen bei hoher Temperatur. Die Krümmung beginnt an der Spitze, erst sehr langsam wird auch die frühere Basalkrümmung ausgeglichen, bis der Spross im unteren Teil ganz gerade ist. In einem Versuch von mir mit *Lamium* war an einem Spross die Spitze nach einem Tag  $+180^\circ$ , nach zwei Tagen  $+200^\circ$  gekrümmt, die Basalkrümmung ging nach einem Tag etwa  $20^\circ$ , nach zwei Tagen  $60^\circ$  zurück. Wahrscheinlich beruht die basale Geradestreckung auf Rektipetalität, die Spitzenkrümmung ist aber positiv geotropische Nachkrümmung; nach einigen Tagen beginnt sie abzuklingen. — Wie man sieht, beruht also die Senkung der Sprosse auf dem Klinostat bei hoher wie bei niedriger Temperatur auf denselben Ursachen. Dass die Senkung bei Normalstellung der Pflanze schneller und gleichförmiger geht (LIDFORSS a. a. O.) beruht selbstverständlich auf Verstärkung der geopositiven Reaktion durch kontinuierliche Neuinduktion.

### Unterirdische diatrophe Sprosse.

Schon aus der Angabe CZAPEKS (1895 S. 35), dass sich die diatropen Rhizome wie Seitenwurzeln verhalten, lässt sich vermuten, dass sie nicht »transversalgeotropisch« sind. Schon GOEBEL (1880) und STAHL (1884) fanden bei den beleuchteten *Adoxa*-rhizomen, dass sie sich viel schneller aus der Horizontallage als aus  $+90^\circ$  abwärtskrümmen. CZAPEK und STAHL (1884 S. 387) fanden dass die Abwärtskrümmung aus positiven Winkeln schneller vor sich geht als die Aufwärtskrümmung aus gleichen negativen Winkeln (bei *Butomus*, *Adoxa*, *Circaea* und vielen andern). Ferner fand Krümmung auch in  $-90^\circ$  (und  $+90^\circ$ ) statt (bei *Butomus*). Bei intermittierender Reizung in gleichen Winkeln oberhalb und unterhalb der Horizontalen fand Abwärtskrümmung statt (bei *Adoxa*). Endlich trat unter dem Einfluss der Centrifugalkraft Verkleinerung des Gleichgew.  $\wedge$ :s ein (S. 37). Diese Beobachtungen CZAPEKS reichen zwar nicht aus, völlige Identität im Verhalten der Nebenwurzeln und der Rhizome zu behaupten, sie sprechen aber sehr für analoge Ursachen. CZAPEKS Theorie vom zusammenwirkenden positiven und »transversalen« Geotropismus habe ich schon 1917 a (S. 21) ausführlich widerlegt. Im Anschluss an meine Befunde über Wurzeln kann man also vorläufig das Verhalten der Rhizome in folgender Weise deuten. Sie sind positiv geotropisch, aber die akroskrope Schwerkraftkomponente bewirkt (bei Lichtabschluss) Hemmung schon in der optimalen Reizlage (ähnlich wie bei den oberirdischen diatropen Organen). Die Hemmung wird in  $+$  Lagen aufgehoben (vgl. 1917 a S. 45), deshalb tritt Krümmung auch in  $+90^\circ$  (als Nachwirkung) ein (1917 a S. 36, 37). Die Rhizome müssen aber wie die Nebenwurzeln auch negativ geotropisch sein. Denn sie krümmen sich aufwärts aus  $-$  Lagen. Wie bei den Nebenwurzeln von *Pisum* u. a. (1917 b)

geht diese Aufwärtskrümmung langsamer als die Abwärtskrümmung aus den + Lagen. — Was die Lichtumstimmung anbetrifft, so könnte man in Analogie mit den oberirdischen Sprossen behaupten, dass sie in einer Schwächung der geonegativen Reaktion beruhe. Dies lässt sich aber nur durch weitere Versuche entscheiden. Bei den Seitenwurzeln beruht die Verkleinerung des Neigungswinkels im Licht nicht auf dem Wegfallen der negativen Reaktion (1917 b S. 35). Denn belichtete Wurzeln reagieren in  $-90^{\circ}$  deutlich negativ.

---

## KAP. IX.

### Ausblick auf die Bedeutung der Reizbewegungen für die Gestaltung der Pflanzen.

SACHS bezeichnet mit »Anisotropie der Pflanzenorgane« (1887 S. 742) die Tatsache, dass die verschiedenen Organe der Pflanze unter dem Einfluss derselben Kraft verschieden orientiert werden, und gibt hiermit einen kurzen Ausdruck für die allgemeine Erfahrung, dass die Bewegungen wichtige Gestaltungsvorgänge der Pflanzen sind. Was nun die Seitensprosse anbetreffen, die uns hier vor allem interessieren, so hat ja ihr plagiotropes Wachstum eine sehr grosse Bedeutung für das Ausbreiten des Laubwerks im Raume. Die morphologischen Verhältnisse legen den Grund zur Symmetrie, aber die Bewegungen haben den Zweck, diese Symmetrie auch fernerhin zu erhalten. Da die symmetrische Ausbreitung des Zweigwerks nicht nur für den Lichtgenuss der Blätter, sondern auch für die möglichst gleichförmige Belastung der Hauptachse wichtig ist, so wird es verständlich, dass an Holzpflanzen die Schwerkraft der dominierende Bewegungsfaktor ist, während die Sprosse der Kräuter, namentlich wohl der Schattenpflanzen, dazu stark phototropisch zu sein pflegen. Des schwachen Phototropismus zufolge erreichen die Bäume ihren geraden Wuchs und die Sträucher ihre gleichförmige Ausbildung, auch wenn das Licht nicht allseitig einwirkt. Dauernd einseitige Belichtung, z. B. an Bergabhängen oder Waldrändern, bedingt nur indirekt (durch Phototropie) asymmetrische Ausbildung des Astwerks.

Ganz aphototropisch ist wohl kein Baum, und das Licht beeinflusst wohl deshalb, obwohl in unbedeutendem Grad, die Sprossorientierung. So habe ich nicht unerhebliche phototropische Bewegungen der *Pinus*-triebe beobachtet, wenn dieselben im Dunkelkammer einseitigem Tageslicht ausgesetzt waren. Für die Ausgestaltung des Baumes dürfte dieser Phototropismus nur in solcher Ausstreckung mit hineinspielen, als er nicht mit den dominierenden Schwerebewegungen in Konflikt gerät. Wenn man die plagiotropen Zweigsysteme eines aufstrebenden jungen Kiefers betrachtet, so fällt es auf, dass die auf beiden Seiten der Achse stehenden Seitenzweige in sanftem Bogen akroskop laufen. Alle Triebspitzen sind mehr oder weniger zentrifugal gerichtet und dies könnte wohl eben auf Phototropismus beruhen, indem die Triebe das dunkle Kroneninnere entfliehen. — Bei anderen Bäumen wird wohl dieses zentrifugale Wachstum der Triebe höherer Ordnung morphologisch be-

dingt. An den flachen Sprosssystemen der Buche entspringen die Triebe ihrer Achse unter einem spitzen, auffallend konstanten Winkel, wie das Licht auch einfallen mag. Übrigens würde dasselbe durch korrelative Exotropie erreicht.

Bei den Kräutern mit ihrer grösseren Beweglichkeit kann einseitige Belichtung bekanntlich höchst verunstaltend auf die natürliche Symmetrie des Sprosswerks einwirken, indem sowohl der Haupttrieb als die Seitentriebe aus ihrer Wachstumsrichtung abgelenkt werden. Selten dominiert aber das Licht über die Schwere, namentlich nicht über die geopositive Reaktion. Während die Seitensprosse auf der Lichtseite sich in die Strahlenrichtung einstellen können, heben sich die auf der Schattenseite stehenden Triebe zumeist höchstens bis zur Vertikalen, die auf ihnen sitzenden Blätter bilden somit eine hintere Assimilationsfläche. In anderer Weise greift das Licht betreffs der Richtung der diatropen Sprosse ein, die im vorhergehenden Kapitel geschildert wurden. Die biologische Bedeutung dieser »photoklinen« wie der »psykroklinen« Sprosse wird wohl am besten als Anpassung an extreme Bedingungen gedeutet (s. LIDFORSS 1903), die betreffenden Pflanzen ertragen ja tatsächlich vorzüglich ungünstige Verhältnisse.

Fassen wir nunmehr das Orientierungsvermögen der euplagiotropen Sprosse ins Auge, so bleibt hervorzuheben, dass die Bewegungsrichtung einen nicht zu unterschätzenden Einfluss auf die Gestaltung einer in der

Natur umgeworfenen Pflanze hat. Es gilt ja vor allem für die Pflanze, die Assimilationsfläche möglichst ausgedehnt zu machen. Nun sehen wir auch tatsächlich, dass nicht alle Sprosse in Haufen reagieren, sondern sich nach verschiedenen Seiten bewegen, so dass die Ausbreitung des Sprosssystems erhalten wird, und dies geschieht dank des besonderen Charakters der geopositiven Reaktion und der tonischen Vorgänge, mit denen wir uns im ersten Abschnitt eingehend bekannt gemacht haben.

An der Hand der schematischen Figur 16 werden wir uns leicht über die vorkommenden Fälle orientieren können. In dem weitaus grössten Bezirk der möglichen Ablenkungslagen der Hauptachse in der Insertationsebene der Sprosse reagieren die auf antagonistischen Seiten stehenden Triebe verschieden. Wie aus b und c ersichtlich krümmt sich der obere Trieb zufolge der nachwirkenden geopositiven Reaktion so intensiv, dass er erst in der positiven Inverslage still steht, während der untere Spross zufolge der begünstigten geonegativen Reaktion (siehe S. 40) eine negative Aufkrümmung in den früheren Winkel erfährt. Die ursprüngliche relative Lage der Sprossspitzen wird somit erhalten. Nur bei stark abwärts gerich-

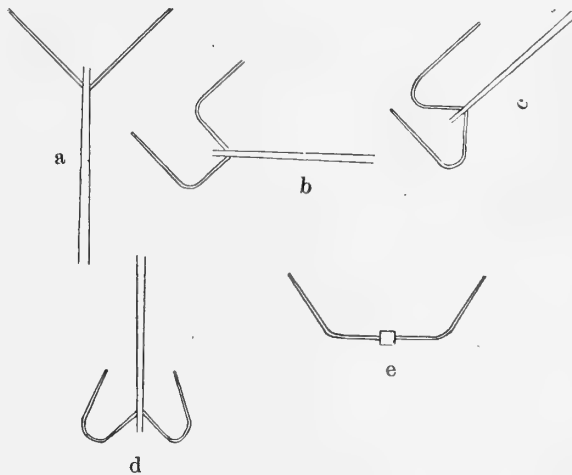


Fig. 16.

teter Hauptachse reagieren die antagonistischen Sprosse gleich und erfahren eine Überkrümmung, die ein sehr unvorteilhaftes Konvergieren ihrer Spitzen herbeiführt (d). Da der Krümmungsbogen jedoch hier sehr scharf ist, so pflegt er nachher z. T. wieder autotropisch abgeflacht zu werden. — Wie leicht einzusehen tritt aber eine solche abwärtsgerichtete Lage der Hauptachse in der Natur an intakten Pflanzen selten ein, und die Erfahrung lehrt, dass hierbei die unterhalb der Biegungsstelle stehenden Sprosse im Wachstum korrelativ begünstigt werden. Zu meist wird die Pflanze höchstens (durch Wind, Tiere, Regen usw.) horizontal umgeworfen (b). Die Orientierungsbewegungen sind also den gegebenen Verhältnissen zweckmässig angepasst. Die auf den Flanken stehenden Sprosse führen, wie S. 30, 44 geschildert, eine Resultantbewegung aus, so dass sie auch in der neuen Lage auseinanderpreizen (e). Bei einer umgeworfenen Pflanze wird also für ein fortwährendes Ausbreiten der Assimilationsfläche und eine gleichförmige Belastung der Hauptachse gesorgt. Erst stark einseitige Beleuchtung bringt eine Störung in der harmonischen Sprossverteilung herbei; günstige Lichtlage des Blattsystems ist offenbar wichtiger als harmonische Belastung. Denn für die mechanische Festigkeit wird ja auch in anderer Weise gesorgt.

Bei den Holzpflanzen und unter ihnen namentlich den Bäumen treten, wie wir gesehen haben, die schnellen Orientierungsbewegungen, und namentlich die durch Licht verursachten, als gestaltende Momente in den Hintergrund; was mit der grossen Tragfestigkeit der Sprosse und damit zusammenhängen mag, dass die Holzpflanzen viel seltener als Kräuter ungünstigen Vorfällen preisgegeben sind. Die Tierwelt vermag an ihnen fast gar keine Desorientierung anzustellen und von den atmosphärischen Faktoren ist nur mit dem Wind zu rechnen, an welchen sie auch in deutlichster Weise angepasst sind. Was den Holztrieben an geringer phototropischer Empfindlichkeit bricht wird durch die häufig ausgezeichnete Orientierungsfähigkeit der Blätter ersetzt. Man denke an den ausgeprägten Transversalgeotropismus der Blätter vom *Fagus*-Typus und den ebenso vollkommenen Phototropismus der *Ahorn*-Blätter.

Obwohl die Fähigkeit der wachsenden Baumtriebe, sich bei Lagenänderungen zu orientieren, beschränkt ist, so wird doch die Architektonik des Baumes wesentlich durch Bewegungen der Triebe und Äste bedingt, obwohl diese z. T. sehr langsam gehen. Schon die Knospen empfinden die Schwere als Reiz, und die Tatsache, dass auch der Sprossgrund beweglich ist, lehrt, dass die morphologischen Verhältnisse wohl selten an sich die geeignete Plagiotropie der Sprosse herstellen können. Diese Frage liesse sich wohl aber nur durch jahrelanges Klinostatieren ganzer Bäume ausmachen. Endlich kommt bei den Bäumen eine wichtige Auslese von Sprossen statt, in dem z. B. zu sehr in Schatten stehende Zweige verkümmern, während die gut beleuchteten direkt und korrelativ begünstigt werden. Überhaupt äussert sich ein massgebendes Orientierungsvermögen der Bäume erst als Nachwirkung im folgenden Jahre, bezw. nach mehr als einem Jahr, weil das Wachstum und wohl auch die tropistische Stimmung der Sprosse schon in früher Knospenlage bestimmt

zu werden scheint (S. 65). Erst weitere Untersuchungen können aber an diesem Punkt völlige Klarheit schaffen.

Die Beweglichkeit des Sprossgrundes wird an mehrjährigen Ästen durch Krümmungen im unteren Teil ersetzt, und auch die oberen Teile des Astes sind nicht ganz unbeweglich. Die Bewegungen der Äste lassen sich sicherlich nicht von einem einzigen Faktor aus begreifen. Was zunächst die bekannte Senkung der unteren Äste (durch Konvexkrümmung im basalen Teil) anbetrifft, so pflegt sie viel deutlicher an Freilandbäumen als in dichten Beständen hervortreten. Was auf die Mitbeteiligung des Lichts hinzudeuten scheint, etwa wie bei den »photoklinen« Kräutern. Wie sehr die unvermeidliche Lastkrümmung durch aktives Wachstum überwunden werden kann, ersieht man aus den häufig ganz geraden mehrere Meter langen unteren Ästen der Buchen im Walde (vgl. LUNDEGÅRDH 1916 b S. 26). An Freilandbäumen sind die entsprechenden Äste mehr oder weniger abwärts gebogen. Ferner pflegen apikale und basale Äste von gleicher Stärke verschieden geformt zu sein (dies ist namentlich an *Tilia*, *Aesculus* u. a. zu sehen), was ebenfalls auf die untergeordnete Bedeutung von Lastkrümmungen deutet. Dass solche vorkommen ist selbstverständlich ausser Frage gestellt, und der Baum bedient sich vielleicht ihrer als Bewegungsmoment, aber sie können sicher auch überwunden werden. BARANETZKYS (1901 S. 220) interessante Angaben über die Längenverschiedenheiten der Holzelemente an der Oberseite und Unterseite der Äste machen es übrigens wahrscheinlich, dass die Bewegungen aktiv sind, durch welche Faktoren sie nun auch ausgelöst sein dürften<sup>1</sup>. — Die Zweckmässigkeit der basalen Bewegungsvorgänge liegt an offenem Tag. Durch die Epitropie der unteren Äste vermag der Baum das gesamte Vorderlicht auszunutzen, während die Diatropie der unteren Äste im Walde zum Auffangen des von oben kommenden Lichts geeignet ist. — Ich erinnere hier auch an ähnliche Bewegungen der Blattstiele bei Kräutern. Nach VÖCHTING (1888) läuft der Blattstiel von *Malva* eine grosse »epinastische Periode« durch, durch Konvexkrümmung an der Basis senkt er sich allmählich von steil aufwärts gerichteter bis steil abwärts schauende Lage.

Neben der Abwärtskrümmung an der Basis kommt auch ein Aufrichten der Astspitze vor. Bei gewissen Fichten, z. B. *Picea pungens* in hiesigen Garten, sind die Zweige genau horizontell im belaubten Teil, während die Basis schwach abwärts gekrümmt ist. Hier ist die basale Epitropie also nur sehr schwach kompensiert. Die zahlreichen Formen der gemeinen Fichte besitzen mehr oder weniger steil aufstrebende Astspitzen (s. 1916 b Figg. 43, Taf. 9, 48, Taf. 10, 53 Taf. 11) und da die unteren Zweige dazu an der Basis abwärts neigen, bekommt der ganze Ast S-Form (vgl. KIRCHER-LOEW-SCHRÖTER 1908, S. 114, Fig. 39). Dieselbe Form nehmen die unteren Äste der Mehrzahl der Bäume an, wie Linde, Kastanje, Freilandexem-

<sup>1</sup> Jüngere Sprosse sollen sich durch Veränderungen im Rindenparenchym (bezw. Cambium?) bewegen. Die ganze Frage verdient aber erneute Untersuchung (vgl. die Literaturangaben bei KIRCHER-LOEW-SCHRÖTER 1908 S. 118).

plare von Buche, Eiche usw. Über die Kausalität dieser Astbewegungen lassen sich einstweilen nur Vermutungen aussprechen (siehe auch S. 70).

Wenn, namentlich betreffs des jüngeren Baumes, kein Zweifel darüber besteht, dass nicht die Bewegungen der Äste eine sehr grosse Rolle für die Architektonik spielen, so ist zu bemerken, dass mit dem Altern die Gestaltung z. T. auf anderen Wegen geht. Die Triebe werden ja immer mehr ortotrop (wie bei den Kräutern; vgl. S. 52). Auch das Wachstum derselben wird gleichförmiger. Und die weitere Ausgestaltung der Baumkrone findet wohl grösstenteils auf Grund einer Auslese unter dieser ungeheuren Menge von Trieben statt (vgl. 1916 b S. 52 u. a.); und diese Auslese wird durch Korrelationen verschärft. Einige Bäume, wie Weidenarten, haben schon in recht jungem Stadium eine solche »Zufallsarchitektonik«, desgleichen mehrere Sträucher.

---



## Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

I. Die Existenz von »echtem Plagiogeotropismus« ist für Seitensprosse, wie für Nebenwurzeln in keinem Fall bewiesen. In allen genauer untersuchten Fällen haben sich die Seitentriebe als rein negativ geotropisch erwiesen. Zuerst müssen jedoch die Pflanzen so lange (event. wochenlang) am Klinostat rotiert haben, bis die vorhandenen Reaktionszustände, namentlich die Epitropie, ausgeklungen sind. Dann richten sich die Seitentriebe völlig auf, ferner wird in  $+90^\circ$  kein tropistischer Reiz perzipiert und bei intermittierender Reizung laut dem Sinusgesetz findet keine Krümmung statt.

II. Die Epitropie (»Epinastie«) ist nichts anderes als positiver Geotropismus in allen denjenigen Fällen, wo die Krümmung am Klinostat zurückgeht. Die geopositive Reaktion kann in umgekehrter Lage und bei Flankenstellung induziert werden und ihre Stärke hängt vom Reizwinkel ab in ähnlicher Weise wie betreffs der geonegativen Reaktion.

III. Die positive Reaktion hat aber eine viel längere Präsentationszeit als die negative. Bei *Coleus* beträgt die Präsentationszeit 1—2 Tage (für  $\pm 0^\circ$  berechnet jedoch weniger). Das Abklingen der positiven Reaktion geht viel langsamer als das Abklingen der negativen Reaktion. Deshalb kommt am Klinostat nur die erstere zur Schau.

IV. Die plagiotrope Gleichgewichtslage wird in ähnlicher Weise wie bei den Nebenwurzeln dadurch bedingt, dass die basiskope Komponente der Schwerkraft die geonegative (nicht die geopositive) Reaktion hemmt. Da diese Hemmung um so stärker wird, je steiler das Organ steht, resultiert eine konstante klinotrope Lage. Die Existenz dieser Hemmungsreaktion wurde dadurch bewiesen, dass in  $+90^\circ$  die epitrope Konvexkrümmung erheblich schneller einsetzt als auf Klinostat; ferner erfährt der Spross bei intermittierender Reizung in Gleichgewichtslage und  $+90^\circ$  eine Senkung.

V. Auch die akroskope Längskomponente der Schwerkraft hat eine tonische Wirkung, indem sie die Hemmung der basiskopen Komponente aufhebt und also die geonegative Reaktion begünstigt. Hieraus wird erklärt, dass in allen Lagen zwischen Gleichgew.  $\wedge$  und  $90^\circ$  eine negative Bewegung auftritt, während sich der Spross in den Lagen zwischen Gleichgew.  $\wedge$  und  $+270^\circ$  positiv bewegt. In  $-90^\circ$  ist ein »Wendepunkt«, indem der Spross hier sowohl positiv als negativ reagiert.

VI. In Flankenstellung tritt eine Resultantbewegung zwischen positiver und negativer Reaktion auf; die Sprosse werden deshalb auch in der neuen Lage plagiotrop. Auch in anderen Neigungslagen können verwickelte Resultantbewegungen auftreten.

VII. Die Orientierungsbewegungen der Sprosse von *Coleus*-Typus sind zumeist zweckmässig, indem sie ein harmonisches Ausbreiten des Sprosssystems zuwegebringen. Die meisten Kräuter dürften solche euplagiotrope Seitensprosse haben. Neben diesen stehen die Baumtriebe als pseudoplagiotrop, indem hier zumeist keine konstante Gleichgewichtslage erreicht wird. Die tonischen Reaktionen treten hier zurück, während der Autotropismus bestimmend eingreift. Aus diesem Grund beruht die jeweilige Lage der Baumtriebe sehr auf der Lage der Tragachse. Unter den Bäumen lassen sich einige Typen unterscheiden, die sich in besonderer Weise verhalten. Der *Evonymus*-Typus steht dem *Coleus*-Typus am nächsten. Bei *Fagus*, *Picea* und *Pinus* verhalten sich die jungen Triebe anders als die erwachsenen, obwohl bei jedem Typus in spezifischer Weise. — Im zweiten Abschnitt wird ferner auch das Verhalten der Ausläufer, Rhizome, fotokliner und psykrokliner Sprosse besprochen.

---

## Literatur.

- ARISZ, W. H., 1915, Untersuchungen über Phototropismus. Recueil des travaux botaniques néerlandais. Vol. 12. Livr. 1.
- BARANETZKY, J., 1901, Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora. Bd. 89.
- BREMEKAMP, C. E. B., 1912, Die rotierende Nutation und der Geotropismus der Windepflanzen. Recueil des travaux botaniques néerlandais. Vol. 9.
- , 1915, On the mutual influence of phototropic and geotropic reactions in plants. Kon. Akad. van Wetensch. Amsterdam. Proceedings of the Section of Sciences. Vol. 17: 2.
- CZAPEK, FR., 1895, Über die Richtungsursachen der Seitenwurzeln und einiger anderer plagiotroper Organe. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien. Mathem.-naturw. Cl. Bd. 104. Abt. 1.
- , 1898, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 32. H. 2.
- DACHNOWSKI, A., 1907, Zur Kenntnis der Entwicklungs-Physiologie von *Marchantia polymorpha* L. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 44.
- FITTING, H., 1905, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 41. H. 2 u. 3.
- , 1913, Tropismen. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Jena.
- FRANK, A. B., 1870, Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen. Leipzig.
- GOEBEL, K., 1880, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botan. Zeitung. Jahrg. 38.
- , 1898, Organographie der Pflanzen. Jena.
- , 1913, „ „ „ 2te Aufl.
- GÜNTHER, O., 1913, Über den Traumatropismus der Wurzeln. Dissertation. Berlin.
- HOFMEISTER, W., 1868, Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig.
- KAISER, J. F., 1907, Vergleichende Untersuchungen über den Einfluss von Abtrennungen und Verwundungen auf die geotropische Reaktion von Pflanzenorganen. Dissertation. Leipzig.
- KIRCHNER-LOEW-SCHRÖTER, 1908, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. 1. Abt. 1. Stuttgart.
- KNIEP, H., 1907, Beiträge zur Keimungs-Physiologie und -Biologie von *Fucus*. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 44.
- , Bewegungen der Laubblätter und die Frage der Epinastie. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 48.
- KOLDERUP-ROSENVINGE, L., 1888, Undersøgelser over ydre Faktors Indflydelse paa Organdannelsen hos Planterne. Kjöbenhavn.
- LIDFORSS, B., 1903, Über den Geotropismus einiger Frühjahrspflanzen. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 38.
- , 1908, Weitere Beiträge zur Kenntnis der Psykroklinie. Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Afd. 2. Bd. 4. Nr. 3.
- LUNDEGÅRDH, H., 1913, Experimentelle Untersuchungen über die Wurzelbildung an oberirdischen Stamnteilen von *Coleus hybridus*. Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. 37.
- , 1915, Experimentell-morphologische Beobachtungen. Flora. N. F. Bd. 7.
- , 1916 a, Die Orientierungsbewegung der Blätter von Buche und Ahorn. Svensk Botan. Tidskrift. Bd. 10.
- , 1916 b, Physiologische Studien über die Baumarchitektonik. Kungl. Svenska Vetensk.-Akad:s Handlingar. Bd. 56. Nr. 3.

- LUNDEGÅRDH, H., 1917 a, Die Ursachen der Plagiotropie und die Reizbewegungen der Nebenwurzeln I. Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Afd. 2. Bd. 13. Nr. 6.  
—, 1917 b, Die Ursachen usw. II. Ebenda. Bd. 15. Nr. 1.  
MORGENSTERN, R., 1913, Über den mechanischen Ausgleich der durch Verhinderung der geotropischen Krümmung in den Pflanzen entstandenen Spannungen. Dissertation. Leipzig.  
NEMEC, B., 1904, Einiges über den Geotropismus der Wurzeln. Beih. z. botan. Centralbl. Bd. 17.  
OLTMANN, Fr., 1897, Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora. Bd. 83.  
PFEFFER, W., 1871, Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen. Arb. d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 1.  
—, 1901, 1904, Pflanzenphysiologie. 2te Aufl. Bd. 2.  
RISS, M.-M., 1913, Über den Einfluss allseitig und in der Längsrichtung wirkender Schwerkraft auf Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 53.  
SACHS, J., 1878, Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arb. d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. 2.  
—, 1882, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig.  
—, 1887, „ „ „ „ 2te Aufl.  
SPALDING, 1894, The traumatropic curvature of roots. Annals of Botany. Bd. 8.  
STAHL, E., 1884, Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. Bd. 2.  
—, 1886, Einfluss der Beleuchtungsrichtung auf die Teilung der Equisetumsporen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. Bd. 3.  
STARK, P., 1917, Untersuchungen über Traumatropismus. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 58.  
VÖCHTING, H., 1878, Organbildung im Pflanzenreich. 1.  
—, 1886, Über Zygomorphie und deren Ursachen. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 17.  
—, 1906, Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen. Botan. Zeitung. Jahrg. 64.  
DE VRIES, H., 1871, Über einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile. Arb. d. botan. Instituts in Würzburg. Bd. I. H. 2.  
WIESNER, J., 1902, Studien über den Einfluss der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien. Mathem.-naturw. Cl. Bd. 111. Abt. 1.
-

## Inhaltsübersicht.

	Seite.
Einleitung .....	3
<b>ERSTER ABSCHNITT. Untersuchungen über Coleus.</b>	
Kap. I. Der negative Geotropismus der Sprosse .....	8
Kap. II. Der positive Geotropismus. Seine Präsentationszeit. Der autotropische Ausgleich der negativen Reaktion .....	15
Kap. III. Induktion einer positiven Reaktion in umgekehrter Lage und senkrecht zur Insertationsebene. Das Abklingen der positiven Reaktion .....	27
Kap. IV. Weiteres über das Zusammenwirken der negativen und positiven Reaktionen und über die plagiotrope Gleichgewichtslage. Die tonische Wirkung der basiskop und akroskop gerichteten Schwerkraftkomponente .....	36
Kap. V. Komplizierte Orientierungsbewegungen inversgestellter Sprosse. Wie klinostatgewachsene Sprosse plagiotrop werden .....	47
Das Verhalten der Hauptsprosse .....	53
<b>ZWEITER ABSCHNITT. Besprechung der Ergebnisse.</b>	
<b>Das Verhalten der Baumtriebe.</b>	
Kap. VI. Das Epinastieproblem und verwandte Fragen .....	56
Vergleich mit Morphosen .....	59
Kap. VII. Das Verhalten der Baumtriebe .....	62
Der Fagus-Typus .....	62
Die Fichte .....	66
Der Kiefer .....	71
Der Prunus Padus-Typus nach BARANETZKY .....	74
Kap. VIII. Diageotrope Organe. Photische und thermische Stimmungsvorgänge .....	79
Unterirdische diatrophe Sprosse .....	82
Kap. IX. Ausblick auf die Bedeutung der Reizbewegungen für die Gestaltung der Pflanzen	84
Zusammenfassung einiger Ergebnisse .....	89
Literatur .....	91





EXPERIMENTELLE STUDIEN  
ÜBER  
VARIABILITÄT, SPALTUNG, ARTBILDUNG UND EVOLUTION  
IN DER GATTUNG **SALIX**

VON  
  
NILS HERIBERT-NILSSON

---

MIT 65 BILDERN IM TEXTE

LUND  
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG  
OTTO HARRASSOWITZ

Der K. Physiographischen Gesellschaft am 13. februar 1918 vorgelegt.

LUND 1918

HÅKAN OHLSSONS BUCHDRUCKEREI



## Einleitung.

Meine Versuche, experimentell *Salix*-Bastarde herzustellen, fingen im Jahre 1906 an. Die Ursache des Unternehmens dieser Versuche war der ewige Streit der Systematiker über die Frage, was Art, was Bastard ist, welche Bastardverbindungen möglich sind und dergleichen Fragen. Ich wollte deshalb, wie WICHURA in der Mitte des vorigen Jahrhunderts, einen experimentellen Beitrag zu der Diskussion dieser Fragen liefern. Da mir bei Studien wildwachsender *Salix*-Populationen während mehrerer Jahre die ganz fließenden Grenzen gewisser Arten und Bastarde aufgefallen waren, wollte ich zunächst sichere Bastarde »typischer« Individuen der Arten hervorbringen. Auch wollte ich die Möglichkeiten der Bastardierung systematisch als sehr fernstehend angesehener Arten prüfen. Mein Zweck war also anfangs nicht Erblichkeitsstudien vorzunehmen, weshalb auch meine Versuche breit statt tief gelegt wurden. Da mir während der Fortsetzung meiner Kreuzungsexperimente bald die Bedeutung des aufwachsenden Mendelismus für die Variabilitätsfrage klar wurde, richtete ich mein Interesse mehr auf das Ausführen von Bastardkreuzungen als Artkreuzungen, um Spaltung schon in  $F_1$  zu erhalten. Natürlich mussten anfangs spontane Bastarde benutzt werden. Sobald ich aber blühende artifizielle Bastarde hatte, wurden auch Kreuzungen von  $F_1$ -Sträuchern vorgenommen. Es war mir um so leichter, meine »systematischen« Versuche in Vererbungsversuche umzulegen, als ich von anfang an rein gearbeitet hatte. Von jeder Art waren nur zwei Stamm-pflanzen ausgewählt worden, ein ♀- und ein ♂-Strauch, sowohl ♀- als ♂-Ähren waren immer gebeutelt worden, und alle reziproken Kreuzungen waren streng gesondert gehalten.

Meine Kreuzungsversuche setzten während der Jahre 1906—1911 fort. Da es aber mehrere Jahre dauert, bis die Weidenpflanzen die Blüte erreichen, wurden in- zwischen Vererbungsversuche mit anderen Pflanzenarten vorgenommen. Da meine 1907 angefangenen Versuche mit *Oenothera* sich 1912 so weit ausdehnten, dass sie meine ganze Zeit in Anspruch nahmen, wurden die *Salix*-Experimente abgebrochen. Auch wollte ich nun die schon hervorgebrachten  $F_1$ - und  $F_2$ - Nachkommenschaften zur Blüte bringen, um dann ein vorläufiges Orientieren über die eventuelle Arbeits- richtung zu erhalten.

Meine Experimente wurden anfangs aus dem Grunde verzögert, dass ich während der ersten Jahre über sehr begrenzten Raum für das Auspflanzen meiner Bastardsträucher verfügte. Die botanischen Institute und Gärten waren im Anfang des Jahrhunderts nicht für dergleichen Versuche eingerichtet — wie sie es auch jetzt kaum sind. Mein Experimentalfeld war anfangs ein Teil des kleinen Blumen- und Gemüsegartens meiner Mutter im Dorfe Skifarp (Schonen). Nur durch ihre Geduld, Weiden statt Blumen zu vertragen, waren meine Experimente möglich. Ihr ist es also, der ich hier als der Förderin meiner ersten wissenschaftlichen Versuche meinen tiefgefühlten Dank sage.

Da die jungen Pflanzen anfangs sehr eng ausgesetzt werden mussten, wurden sie in der Entwicklung gehemmt und einige starben ab. Es ist deshalb sehr wahrscheinlich, dass ein Ausmerzen erblich schwächerer Typen stattgefunden hat, was die Variabilität vermindert hat. Nach drei Jahren wurde es mir aber möglich, die Sträucher mit grösserem Abstand auszupflanzen. Durch die grosse Liebenswürdigkeit der Volksschullehrer J. Nihlén und H. Lindgårdh in Skifarp, denen ich hier meinen herzlichsten Dank sage, konnten meine Bastarde rings um ihren grossen Schulgarten ausgepflanzt werden. Eine wirkliche Lösung erhielt aber die Raumfrage erst 1912, als ich nach der Saatzuchtanstalt Weibullsholm bei Landskrona übersiedelte. Bei Landskrona pachtete ich ein Landstück von 2100 qm, wo sämtliche Sträucher gesammelt wurden.

Hier befinden sie sich auch jetzt, grösstenteils als mächtige Sträucher. Da aber die wachsende Stadt nun mein Salicetum zu verschlingen droht, ist es mir angelegen gewesen, die Resultate meiner Versuche, wie sie jetzt vorliegen, vorzulegen, obgleich einige Sträucher noch nicht geblüht haben. Schon nächstes Jahr bin ich wahrscheinlich gezwungen, die Sträucher umzuhauen. Zwar kann ich sie durch Stecklinge fortpflanzen und vor völligem Zerstören retten, aber die Stecklinge fordern dann weiter 4—5 Jahre, ehe sie für eine neue Bearbeitung geeignet sind.

Die Anzahl der 1906—1911 ausgeführten Bastardierungen zeigt folgende Übersicht, wo auch die Anzahl erhaltener Nachkommenschaften, also gelungener Bastardierungen, angegeben worden ist.

Jahr	Anzahl Bastardierungen	Anzahl Nachkommenschaften
1906	47	1
1907	42	11
1908	81	35
1909	90	32
1910	33	12
1911	10	4
Summe	303	95

Diese Übersicht zeigt, dass sehr viele Bastardierungen keine Pflanzen geliefert haben. Dies beruht aber nur zum Teil darauf, dass sie nicht realisierbar sind.

Gewiss, die gewöhnlichere Ursache des Misslingens liegt an der Befruchtungs- und Samenbiologie, die bei *Salix* eigentümlich ist, wie schon WICHURA<sup>1</sup> teilweise auseinandergesetzt hat.

Die konzeptible Zeit der Narben der Weiden ist sehr kurz, dauert nur ein paar Tage nach dem völligen Aufblühen der Ähre fort. Werden also die Narben nicht innerhalb dieser Zeit befruchtet, misslingt die Bastardierung. Hat man nicht das Aufblühen verfolgt, ist es nicht immer leicht zu sagen, ob vielleicht die Narben nicht konzeptibel sind. Sind die gelben Narben schon noch so leicht ins Bräunliche übergegangen, ist die Befruchtung erfolglos.

Auch die Andauer der Keimfähigkeit der Samen ist sehr kurz, beträgt nur wenige Tage. Samen, die mehr als eine Woche alt sind, und die in der Sonne eingetrocknet sind, habe ich nicht zum Auskeimen bringen können. WICHURA gibt die Zeit zu fünf bis sechs Tagen an<sup>2</sup>. Da meine Elternsträucher an drei verschiedenen Lokalitäten wuchsen, die mehrere Meilen entfernt waren, war es nicht zu vermeiden, dass in einigen Fällen die Pollinierung oder die Einsammlung der Samen zu spät ausgeführt wurde.

Seltener dürfte wohl der Pollen zu alt gewesen sein, denn dieser scheint eine lange Keimfähigkeit zu haben. WICHURA gibt an, dass 16 Tage alter Pollen von *S. cinerea* in Honiglösung noch Schläuche trieb. Bei der Bastardierung *aurita*  $\times$  *viminalis*, wo ich Pollen benutzte, der 3 Wochen alt war, erhielt ich jedoch Samenansatz, obgleich spärlich.

Auch bei dem Auskeimen der Samen und dem Aufziehen der Sämlinge bieten sich mehrere Schwierigkeiten dar. Im ersten Jahre, als ich die Keimungsbedingungen der Samen noch nicht kannte, machte ich den Fehler, dass ich über die Samen eine sehr dünne Erdschicht legte. Die Samen keimen aber nur im Lichte. Samen, die in Wasser gelegt und dann im Dunkeln gehalten wurden, entfalteten die Kotedonen nicht. 1907—1911 wurden die Samen in mit Fenstern bedeckten, abgefachten Beeten auf die Erde ausgestreut, die durch wiederholtes Bespritzen immer feucht gehalten wurde. Sie keimten hier schnell, und der Ausgang der Pflanzen war anfangs sehr gut. Nach einigen Wochen siedelten sich aber Algen in den Beeten an, so dass sie bald eine grüne Decke über die Erde um den Pflanzen bildeten, und die Pflanzen mit Ersticken bedrohten. Auch wurden die kleinen Sämlinge von Regenwürmern beschädigt, die sie in die Erde hinabzogen. Nur durch sorgfältige Beobachtung und Pflege war es möglich, die Pflanzen vor Eingehen zu schützen, und es war nicht zu vermeiden, dass viele Nachkommenschaften, die nur einige Pflanzen hatten, ausstarben. Die Anzahl zu voller Entwicklung gebrachter Sträucher ist 653, die 49 Nachkommenschaften angehören.

<sup>1</sup> WICHURA, M., Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich erläutert an den Bastarden der Weiden. Breslau 1865.

<sup>2</sup> Das Resultat von WIESNER (Biologie der Pflanzen, 3. Aufl., 1913, S. 63), dass Samen von *S. purpurea* noch nach einem Eintrocknen von 85 Tagen und einer Erwärmung auf 70° C. keimfähig waren, ist mir nicht verständlich.

Endlich möchte ich auch hier erwähnen, dass ich in der Abteilung, die die primären Bastarde behandelt, auf Tatsachen aus der Mendelforschung eingegangen bin, die den Mendelisten vielleicht befremdend einfach und selbstverständlich erscheinen. Diese Abteilung ist aber mehr für die Salicologen als für die Erbliehkeitsforscher geschrieben. Die dünnen Beschreibungen konnte ich anderseits nicht vermeiden, weil es sich zum Teil um nicht aus der Natur bekannte oder sehr seltene und oft fehlgedeutete Bastarde handelt. Ist aber dieses Kapitel für die Mendelisten ungeniessbar, so kann es ruhig übersprungen werden, da es ziemlich freistehend ist. Die genotypisch wichtigen Tatsachen, die hier zu finden sind, habe ich in der Zusammenfassung am Ende des Kapitels erwähnt.

Die Salicologen wünschten vielleicht eine ausführlichere Beschreibung der primären Bastarde. Die Aufgabe der Arbeit ist aber eine ganz andere gewesen, als Beschreibungen der Phaenotypen zu erstatten, insofern als sie nicht mit der Frage der Spaltung und Artbildung in Zusammenhang stehen. Wer sich mehr für das detaillierte Aussehen der Bastarde interessiert, verweise ich auf ein unter Vorbereitung befindliches Exsiccatum von ungefähr 80 der interessantesten Bastarde und Bastardnachkommen aus meinem artifiziellen Material.

---

## Kap. I. Die Elternsträucher.

Bei den gelungenen Bastardierungen sind folgende spontane Arten und Bastarde verwendet worden.

*alba* ♀  
*aurita* ♀ und ♂  
*caprea* ♀ und ♂  
*cinerea* ♀ und ♂  
*daphnoides* ♂  
*fragilis* ♂  
*hastata* ♂  
*nigricans* ♂  
*phylicifolia* ♀ und ♂  
*purpurea* ♀ und ♂  
*repens* ♀ und ♂  
*viminalis* ♀ und ♂  
*(caprea × viminalis)* ♀ und ♂  
*(cinerea × purpurea)* ♀  
*(purpurea × viminalis)* ♂  
*(repens × viminalis)* ♀ und ♂

Die ausgewählten Eltern dieser Arten und Bastarde waren von »typischer« habitueller Form, entsprachen so ideal wie möglich dem durchschnittlichen Typus der Artpopulation. Von reinen Linien kann bei *Salix* keine Rede sein, denn die diöcische Natur der Gattung und das leichte Gelingen von Artkreuzungen resultiert in einer starken Durcheinanderkreuzung der verschiedenen Formen und oft auch Arten, so dass es bisweilen nicht möglich ist zu entscheiden, was Art oder was Bastard ist. Dies gilt besonders von den Arten *cinerea* und *aurita*. Wo sie zusammen wachsen, sind oft die mehr oder minder intermediären Formen gewöhnlicher als die »echten« Arten. Auch die Kreuzungsprodukte zwischen *caprea* und *cinerea* und die Verbindungen dieser Arten mit *aurita* sind an gewissen Orten sehr gewöhnlich und transgredieren mit den Arten. Unter diesen Verhältnissen ist es also nicht einmal leicht, Sträucher zu finden, von denen man mit Gewissheit sagen kann, dass sie ganz artrein sind.

Das Verhalten der Kreuzung des ♀- und ♂-Elters ist der beste Indikator der Artreinheit, womit ich also nur meine, dass diese Kreuzung keine Formen hervorbringt, die ausserhalb der Grenzen der Artpopulation gehen, wie diese Grenzen gewöhnlich gezogen werden. Nur in einem Falle ist eine Prüfung dieser Art ausgeführt, nämlich durch die Kreuzung *cinerea* ♀  $\times$  *cinerea* ♂. Die ganze Nachkommenschaft, 24 Individuen, lag hier innerhalb der Grenzen der Art; kein Individuum zeigte eine Annäherung an *aurita*- oder *caprea*-Merkmale.

Die Mehrzahl der Elternsträucher entsprachen, wie das Verhalten der  $F_1$  gezeigt hat, den oben angegebenen Forderungen der Artreinheit. Eine Ausnahme möchte gleich hier erwähnt werden, wo die Bastardnatur eines Elters erst durch den Bastardierungsversuch entschleiert wurde, während die habituelle Beurteilung des Strauches kaum auf Bastardnatur schliessen liess.

*S. caprea* ♀ hatte ganz *caprea*-Aussehen; nur waren die Blätter unterseits nicht so dick filzig wie bei idealen *caprea*-Sträuchern, und die grösste Breite der Blätter lag oft schwach oberhalb der Mitte. Kein Systematiker würde aber auf eine Bastardierung mit *cinerea* geschlossen haben. Dass aber jedenfalls dieser Strauch eine Derivante der Kreuzung *caprea*  $\times$  *cinerea* sein muss, zeigte die Nachkommenschaft der Kreuzung dieser *caprea* ♀ mit *cinerea* ♂. Die 4  $F_1$ -Sträucher dieser Kreuzung waren alle sehr *cinerea*-ähnlich, was nicht anders gedeutet werden kann, als dass die *caprea* ♀ ein Bastard zwischen *caprea* und *cinerea* gewesen ist. Wie ich später zeigen werde, muss nämlich dann die Kreuzung gerade so ausfallen. Auch ergab die reziproke Kreuzung, *cinerea* ♀  $\times$  *caprea* ♂, eine ganz andere, zwischen den Eltern intermediäre Form.

Von den spontanen Bastardeltern war auch einer vielleicht nicht als ein primäres Bastardprodukt zu betrachten. *S. (cinerea*  $\times$  *purpurea*) ♀ war ein Strauch, der im Botanischen Garten zu Lund unter diesem Namen ausgepflanzt worden ist. Er zeigt die Merkmale der angegebenen Arten, kaum aber ganz intermediär, und ist wohl eher eine Derivante dieser Kreuzung als ein primärer Bastard.

---

## Kap. II. Primäre Bastarde ( $F_1$ ).

### 1. *Viminalis*-Bastarde.

*S. viminalis*  $\times$  *caprea*, *S. viminalis*  $\times$  *cinerea* und *cinerea*  $\times$  *viminalis*,  
*S. aurita*  $\times$  *viminalis*.

Die Bastarde der Arten *caprea*, *cinerea* und *aurita* mit *viminalis* sind gewiss von den Systematikern oft zusammengeworfen worden, was auch sehr leicht möglich ist, speziell falls man nur nach getrocknetem Material bestimmt. Zwar gibt es in bezug auf die Blätter, Zweige und Ähren Differenzen, aber noch stärker unterscheiden sie sich bezüglich der Architektonik der Sträucher. Fig. 1 zeigt dies sehr gut. Rechts sieht man drei Sträucher von *viminalis*  $\times$  *caprea*. Sie sind hochwüchsig, von der Basis aus wenig verzweigt, baumartig. Links stehen zwei Individuen von *viminalis*  $\times$  *cinerea*. Sie sind mehr typisch strauchartig; von der Basis aus steigen mehrere gleich kräftige und lange Hauptstämme auf, die reich verzweigt sind, so dass man ein dichtes Gewirr von Zweigen erhält. Auch sind die Sträucher niedriger als die *viminalis*  $\times$  *caprea*-Sträucher, obgleich sie gleich alt sind. In der Mitte sieht man zwei *aurita*  $\times$  *viminalis*-Individuen. Sie unterscheiden sich sehr stark von den erwähnten Bastarden durch den niedrigen Wuchs und die schlanken Zweige.

Bei den Bastarden zwischen *viminalis* und *cinerea* waren die jüngeren Zweige und die Knospen graufilzig wie bei *cinerea*, bei den verschiedenen Individuen jedoch von verschiedener Stärke. *Viminalis*  $\times$  *caprea* und *aurita*  $\times$  *viminalis* hatten fast kahle Zweige und Knospen.

Ich verzichte hier auf eine nähere Beschreibung der Blätter von *viminalis*  $\times$  *caprea*, weil ich weiter unten bei der Behandlung der  $F_2$  auf diese Frage zurückkomme. Nur möchte ich einige unterscheidende Merkmale zwischen diesem Bastard und den Verbindungen *viminalis*  $\times$  *cinerea* und *aurita*  $\times$  *viminalis* erwähnen. Von den beiden letzten, deren Blätter von der Mitte ab allmählich verschmälert in den Stiel übergehen, weicht *viminalis*  $\times$  *caprea* durch ihre am Grunde abgerundeten Blätter ab. — Die Blätter von *aurita*  $\times$  *viminalis* waren auffallend kleiner als bei den beiden übrigen Verbindungen; sie waren etwas kürzer als bei *viminalis*  $\times$  *caprea* und fast nur halb so breit (vgl. Fig. 20 und 41). Sonst hatten sie keine ausge-

prägten *aurita*-Merkmale; die starke Netznadrigkeit und die gekrümmte Spitze, die *aurita* so stark von *caprea* und *cinerea* unterscheiden, waren kaum in dem betreffenden Bastard zu sehen. Man hätte sehr wohl diesen für einen kleinblättrigen *viminialis*  $\times$  *caprea* halten können, falls nicht die Architektur *aurita*-ähnlich gewesen wäre. — Die Blätter von *viminialis*  $\times$  *cinerea* waren ungefähr von der Grösse der *viminialis*  $\times$  *caprea*-Blätter, wichen aber durch ihre dunkle, trübgrüne-ashgraue Farbe ab.

In bezug auf die Ähren ist nur zu erwähnen, dass bei sämtlichen drei Bastarden die langen *viminialis*-Narben stark prävalierten.



Fig. 1. *S. viminalis*  $\times$  *caprea* (rechts), *aurita*  $\times$  *viminialis* (in der Mitte), *viminialis*  $\times$  *cinerea* (links).

Von *viminialis*  $\times$  *caprea* züchtete ich 26 Individuen, die alle einen gleichförmigen Phaenotypus bildeten, von *viminialis*  $\times$  *cinerea* 2, von *aurita*  $\times$  *viminialis* 2. Auch in den letzten Kreuzungen waren die Individuen von einheitlichem Typus.

Abweichend war aber in dieser Hinsicht die Kreuzung *cinerea*  $\times$  *viminialis*, von der ich 3 Sträucher hatte. Diese waren von sehr verschiedenem Aussehen. Sie werden im folgenden mit ihren Stammbuchnummern 6, 7 und 8 bezeichnet. Ind. 7 glich in bezug auf die ährentragenden Zweige den Sträuchern der reziproken Kreuzung darin, dass diese kräftig, dick und lang waren, dicht graufilzig, während 6 und 8 schlankere, mehr kahle Zweige hatten. Die Ähren des Ind. 7 wichen aber von *viminialis*  $\times$  *cinerea* durch ihre Kürze ab (30 mm gegen 40 der letzten). In bezug auf die Ährenlänge stimmten aber 6 und 8 mit der reziproken Kreuzung überein. In bezug auf die Blattform glich Ind. 8 der reziproken Kreuzung, wäh-



rend in dieser Hinsicht 6 und 7 abweichend waren. Die Blätter der letzteren waren nämlich auffallend kurz und klein, kaum grösser als die Blätter von *aurita*  $\times$  *viminialis*, jedoch von der trübgrünen Farbe von *cinerea*, in der oberen Hälfte am breitesten, am Rande unregelmässig gezähnt. Zufolge dieser Merkmale waren die Sträucher mehr *cinerea*-ähnlich als Ind. 8 und die reziproke Kreuzung.

Dass die reziproken Kreuzungen von *viminialis* und *cinerea* verschieden ausfallen, ist aber nicht eigentümlich, da verschiedene Elternsträucher verwendet werden mussten, die also differenten genotypischer Natur gewesen sein können. Es ist deshalb wahrscheinlich, dass der eine Elter der Kreuzung *cinerea*  $\times$  *viminialis* stärker heterozygot gewesen ist als die Eltern der reziproken Kreuzung. Ob diese Heterozygotie aus *cinerea* oder *viminialis* stammt, ist aber kaum zu entscheiden, denn die Kreuzungen dieser Sträucher mit anderen Arten waren zu spärlich, um ein bestimmtes Urteil zu gestatten.

### *S. viminialis* $\times$ *phylicifolia*.

Da dieser Bastard wohl kaum spontan gefunden worden ist, werde ich einige der wichtigsten Charaktere erwähnen.

Architektonisch glichen die Sträucher mehr *phylicifolia* als *viminialis*; sie waren schon von der Basis aus reich verzweigt, und die Äste waren kurz, kahl, kastanienbraun und glänzend, ungefähr von der Höhe der *S. viminialis*  $\times$  *cinerea*.

Die Blätter hatten eine Form, die an *viminialis*  $\times$  *caprea* oder *viminialis*  $\times$  *cinerea* erinnerte. Sie waren lanzettlich, in der Mitte am breitesten, nach der Basis und der Spitze zu allmählich zugespitzt. Nur in bezug auf die Form glichen sie den erwähnten Bastarden, sonst war ihr Aussehen sehr abweichend. Die Oberseite war dunkelgrün, glänzend, kahl, die Unterseite blaugrün oder blauweiss, kahl, nur am Mittelnerven spärlich behaart mit kurzen Haaren. Am Rande waren die Blätter ziemlich regelmässig tief gezähnt. In bezug auf die Form waren also die Blätter intermediär, während die Kahlheit von *phylicifolia* fast vollständig über die dichte Silberfilzigkeit von *viminialis* dominierte.

Die Ähren waren sehr *phylicifolia*-ähnlich. Die Form der Fruchtknoten und die Länge der Griffel und Narben stimmten fast ganz mit *phylicifolia* überein; der Griffel war also ziemlich lang, die Narben kurz, gespalten.

Von der Kreuzung hatte ich 7 Sträucher, die die Feldnummer 135—141 hatten. Sie bildeten einen ziemlich einheitlichen Phaenotypus. Habituell von dem Durchschnittstypus abweichend war Nr. 138. Dieser Strauch hatte nämlich auffallend längere und schmalere Blätter als die Schwesterindividuen; das Verhältnis zwischen Breite und Länge war 1:7 gegen 1:5. Auch waren die Blätter heller grün als bei den Geschwistern.

Nr. 137 wich von sämtlichen Schwesterindividuen durch ihre unterseits spärlich behaarten Blätter ab. Die Haare waren fein und kurz (*viminialis*-Haare). Die

Kahlheit von *phylicifolia* war also bei diesem Individuum nicht vollkommen dominant, nur prävalierend.

Eine besondere Behandlung verdient die Behaarung der Kapseln. Beide Eltern haben dicht behaarte Kapseln. Von den 4 ♀-Sträuchern hatten zwei behaarte, zwei vollkommen kahle Kapseln. Vom genotypischen Gesichtspunkte ist dies so zu erklären, dass *phylicifolia* in bezug auf die kryptomere Eigenschaft der Kapselhaarigkeit heterozygot gewesen ist. Kahl dominiert über haarig, und die Eigenschaften sind allelomorph. Nennen wir die Kahlheit K und die Haarigkeit k, so ist *viminialis* ♀ kk und *phylicifolia* ♂ Kk. Die Kreuzung Kk × kk muss also nach dem monohybriden Mendelschema für eine Rückkreuzung schon in  $F_1$  nach dem Verhältnis 1:1 aufspalten, was ja auch eintritt. Ein einfach mendelnder Faktor ist also die Ursache der Variabilität dieser Artkreuzung.

Woher stammt aber die Heterozygotie des *phylicifolia*-Strauches? Die Systematiker scheinen darüber einig zu sein, dass *phylicifolia* behaarte Kapseln haben soll. Dies Merkmal wird sogar als ganz essentiell betrachtet gegenüber *S. nigricans*, der kahle Kapseln zugesprochen werden. Die Grenzen der beiden Arten sind aber ganz fließend. Je mehr Charaktere als essentiell angesehen werden, desto grössere Menge der Individuen muss man als Bastarde der Arten bestimmen. So betrachtet der bekannte schwedische *Salix*-Forscher ENANDER<sup>1</sup> folgende Charaktere als essentiell für *phylicifolia*: ganz behaarte Kapseln, kahle Staubblätter, kahle Blätter, ganzrandige Blattspitzen, unterseits ganz blaugrüne Blätter (bei *nigricans* geht die blaugrüne Farbe gegen die Spitze ins rein Grüne über, evanesciert, wie er es nennt). Zuzufolge dieser strengen Forderungen wird man zu der Annahme gezwungen, dass die Bastarde häufiger als die Arten sind. In der Tat sind natürlich die Arten nur die idealen Extremkombinationen einer kontinuierlichen Kombinationsreihe, die jedermann nach seinem Kopfe aussortiert. Nimmt man mit ENANDER fünf unterscheidende Merkmale zwischen *phylicifolia* und *nigricans* an, so muss nach MENDELS Regel die Anzahl der möglichen Kombinationen dieser Eigenschaften 4<sup>5</sup>, d. h. 1,024 sein, falls sie unabhängig spalten. Unter diesen sind aber nur 2 in bezug auf sämtliche Merkmale konstant. Da eine freie Kreuzung der Arten unbehindert stattfindet, wie es mit *nigricans* und *phylicifolia* der Fall ist, hat man natürlich in der Natur auch mit dieser Tatsache zu rechnen. Betrachtet man aber nur die Merkmale behaarte Kapseln und kahle Blätter als essentiell, so erhält man auf 4<sup>2</sup> Kombination 2 in bezug auf die essentiellen Charaktere konstante Formen, auf 16 Individuen schon 2 Arten, also mehr als sechzigmal so viel. Die ganze Artfrage wird also, wo eine Durcheinanderkreuzung der Arten unbehindert stattfinden kann, eine Rechenfrage, wo die Anzahl essentieller Charaktere ein Exponent der Seltenheit der idealen Arten wird.

Der ♂-Strauch der Kreuzung *viminialis* × *phylicifolia* war habituell ganz *phylicifolia*-ähnlich, weshalb ich auch diesen Namen benutzt habe. Bezüglich der Be-

<sup>1</sup> S. J. ENANDER, *Salices i Linnés herbarium* (Uppsala Univ.s Årsskrift 1907. Linnéfestskrifter 2), s. 109.

haarung der Kapseln war er aber heterozygot. Weil kahl dominiert, hatte man also, falls er ein ♀-Strauch gewesen wäre, ihn als *phylicifolia* × *nigricans* bestimmt. Denn *phylicifolia* darf nie kahle Kapseln haben. Mann könnte ja auch sagen, dass die Merkmale Kahl und Behaart beide sowohl bei *nigricans* als bei *phylicifolia* vorkommen können, also nicht als essentiell zu betrachten wären. Hier beginnt ja aber der unlösbare Streit der Systematiker. Wie lohulos dieser ist, demonstriert der hier vorliegende Fall. Wir haben einen Strauch, der habituell ganz *phylicifolia*-ähnlich ist, der aber die *nigricans*-Eigenschaft kahle Kapseln hat, was man aber nicht wissen kann, weil er ein ♂-Strauch ist. Die für die Bestimmung entscheidende Eigenschaft sieht man also nicht, obgleich er in der Pflanze anwesend ist.

## 2. *Repens*-Bastarde.

*S. repens* × *aurita* und *repens* × *cinerea*.

*Repens* × *aurita* ist in gewissen Gegenden, wo die Stammarten zusammen vorkommen, ein sehr häufiger Bastard. Von diesem züchtete ich 13 Individuen, die einen gleichförmigen Typus bildeten. Sowohl in bezug auf die Wuchsform als die Charaktere der Blätter ist der Bastard als ein schönes Beispiel intermediären Aussehens zu betrachten. Betreffs Blattform und Blattgrösse waren wohl kleinere Differenzen vorhanden, die aber die habituelle Gleichförmigkeit nicht störten.

Von *repens* × *aurita* wich der Bastard *repens* × *cinerea* sehr stark ab. Schon architektonisch unterschieden sich die Bastarde deutlich, wie die Fig. 2 und 3 zeigen. *Repens* × *aurita* ist ein kleiner, halb niederliegender, von der Basis aus reich verzweigter Strauch mit feinen Zweigen, während *repens* × *cinerea* fast aufrechten Wuchs und dicke Zweige hat. Auch ist der letzte Bastard ein mittelhoher Strauch, fast so kräftig wie *cinerea*.



Fig. 2. *S. repens* × *aurita*.

Auch bezüglich der Blätter waren die betreffenden Bastarde sehr verschieden. *Repens* × *aurita* hatte kleine, 15–25 mm lange, rundlich-ovale oder kurz elliptisch-verkehrt eiförmige Blätter, die unterseits silberhaarig wie *repens* waren und oben stark runzelig vertieftes Adernetz hatten. Die *repens* × *cinerea*-Blätter waren doppelt oder mehr als doppelt so gross wie bei *repens* × *aurita*, fast so gross wie *cinerea*-Blätter, verkehrt eiförmig; unterseits waren sie fast filzhaarig und die Haare hatten eine starke Tendenz zur Vorwärtsrichtung (bei *S. repens* sind die Haare gerade, gegen die Spitze gerichtet, bei *S. cinerea* gekrümmt, allseitig gerichtet).

Die Ähren von *repens*  $\times$  *cinerea* waren fast so gross wie *cinerea*-Ähren, während *repens*  $\times$  *aurita* eine zwischen den Stammeltern intermediäre Ährengrösse hatte.

Aus den angegebenen Charakteren geht hervor, dass der Bastard *repens*  $\times$  *aurita* zwischen den Eltern intermediär ist, während in der Verbindung *repens*  $\times$  *cinerea* *cinerea* sehr stark prävaliert, in bezug auf mehrere Charaktere fast vollständig dominiert. Nur die ein kurzes Stück an der Basis niederliegenden Stämme und die vorwärtsgerichteten Haare der Blattunterseite erinnern noch an *repens*, sonst

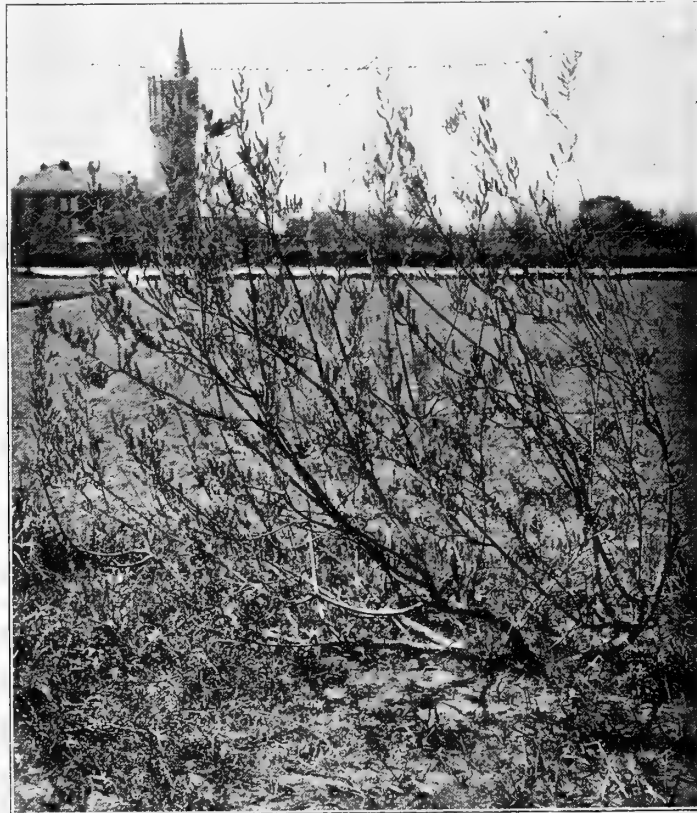


Fig. 3. *S. repens*  $\times$  *cinerea*.

sieht der Strauch ganz wie ein *cinerea*-Strauch aus. In einer *cinerea*-Population eingesprengt, würde die Bastardnatur des Strauches nicht entdeckt worden sein. Der Bastard wird deshalb gewiss oft in der Natur übersehen, weil man nach der fest eingebürgerten Ansicht von dem intermediären Aussehen der Bastarde nicht diesen Typus erwartet. Selbst habe ich nur einmal den Bastard in der Natur gefunden, nämlich bei Revinge in Schonen 1905, also ehe ich noch das Aussehen des Bastards kannte. Da ich hier eine Population von *cinerea* und *aurita* und Bastarde dieser Arten genau durchmusterte, wurde ich von der *repens*-artigen Behaarung eines *cinerea*-Strauches frappiert. Ich glaubte da, dass dieser einen abgeleiteten Bastard der

Kreuzung *repens*  $\times$  *cinerea*, z. B. eine Rückkreuzung mit *cinerea* repräsentierte. In der Tat stimmte aber der Strauch mit meinem später artifiziell hervorgebrachten Bastard *repens*  $\times$  *cinerea* ganz überein.

Fast alles, was in den Herbarien von *repens*  $\times$  *cinerea* liegt, sind nur grossblättrige Formen von *repens*  $\times$  *aurita*. Dies ist aber nicht eigentümlich, denn man hat natürlich geschlossen, dass diese Bastarde sehr ähnlich sein sollten, weil die Arten *aurita* und *cinerea* als systematisch nahe verwandt angesehen werden.

Von dem Bastard *repens*  $\times$  *cinerea* hatte ich nur einen Strauch.

*S. repens*  $\times$  *phylicifolia*.

Dieser Bastard gehört wohl den Desiderata der Floristen an, ist jedenfalls in Schweden, wo die Arten oft zusammen vorkommen, nie gefunden worden. Oft wird, nach ENANDER, *S. discolor* Schrad. in den Herbarien als *phylicifolia*  $\times$  *repens* bezeichnet, eine Art, die nicht selten in den Gärten angepflanzt wird.

*Repens*  $\times$  *phylicifolia* ist ein ungefähr meterhoher Strauch mit am Grunde niederliegenden, aufsteigenden Stämmen. Er ist von der Basis aus reich verzweigt und die Zweige sind ziemlich schlank, rötlich braun. Architektonisch erinnert er ziemlich viel an *repens*, ist jedoch bedeutend kräftiger und mehr aufrecht wachsend.

Die Blätter sind bedeutend grösser als *repens*-Blätter, länglich, dreimal so lang als diese, oberseits dunkelgrün und glänzend, unterseits bläulich grün, am Rande seicht gesägt. Die jüngeren Blätter waren *repens*-haarig, die älteren fast ganz kahl, nur am Mittelnerv spärlich behaart oder mit einzelnen Haaren am Blattparenchym. Ebenso wie bei dem Bastard *viminialis*  $\times$  *phylicifolia* prävalierte die Kahlheit der *phylicifolia* stark.

Die Ähren waren fast so gross wie *phylicifolia*-Ähren. Die Kapseln waren ganz kahl, obgleich *repens* ♀ behaarte Kapseln hatte. Wie ich aber oben für den Bastard *viminialis*  $\times$  *phylicifolia* dargetan habe, war *phylicifolia* ♂ in bezug auf die Haarigkeit der Kapseln heterozygot. Man hatte also auch in der Kreuzung *repens*  $\times$  *viminialis* in  $F_1$  eine Spaltung in Individuen mit behaarten und kahlen Kapseln nach dem Verhältnis 1:1 zu erwarten. Da ich aber nur einen Strauch hatte, konnte natürlich nur eine Klasse realisiert werden.

In bezug auf die Architektonik und die Grösse und Form der Blätter war also der Bastard intermediär, betreffs der Kahlheit der Blätter prävalierte *phylicifolia* stark.

*S. repens*  $\times$  *purpurea*.

Dieser Bastard ist sowohl architektonisch als auch in bezug auf die Charaktere der Blätter intermediär.

Die Verzweigung von der Basis aus ist reich; die Zweige sind am Grunde niederliegend, dann aufsteigend, ziemlich schlank, die Äste kurz, rötlich braun (vgl. Fig. 4, links). Die innere Rinde ist wie bei *purpurea* citronengelb.

Die Blätter sind kaum grösser als *repens*-Blätter, elliptisch-verkehrt eiförmig, also mit einer Andeutung der grössten Breite oberhalb der Mitte wie bei *purpurea*, am Rande scharf gesägt wie bei *purpurea*, werden beim Trocknen leicht schwarz, wie es auch oft mit *repens* der Fall ist. Die jüngeren Blätter sind recht stark behaart von *repens*-ähnlichen Härchen, die älteren mit Härchen bestreut oder fast kahl.

Die Ähren waren kaum grösser als bei *repens*, übrigens sehr *purpurea*-ähnlich, schmal, durch die schwarzgespitzten Tragblätter dunkel erscheinend. Die Kapseln waren klein, kurz und stumpf, filzhaarig, der Griffel sehr kurz, die Narben kurz, jedoch etwas länger als bei *purpurea*.

Von diesem Bastard hatte ich nur einen einzigen ♀-Strauch.

### 3. *Purpurea*-Bastarde.

*S. aurita* × *purpurea*.

Die 4 Sträucher dieser Kreuzung hatten alle am Grunde niederliegende Stämme, so dass sie fast an *repens*-Wuchs erinnerten. Der ♂-Strauch von *purpurea* war aber keine typische, hochwüchsige und aufrechte Form, weil mir bei der Ausführung der *purpurea*-Kreuzungen keine solche Form zur Verfügung stand. Ich benutzte deshalb einen ♂-Strauch, der im Botanischen Garten zu Lund stand, der zwar reine *purpurea* war, aber eine niedrige Form mit auswärtsgerichteten, fast hängenden, sehr dünnen Zweigen. Es war wohl die Form, die von den Salicologen *gracilis* genannt wird.

Die Verbindung dieser Form mit *aurita* ergab Bastarde, die zwar nicht grazil waren, aber an dem Grunde niederliegende Stämme hatten. Die Schwäche der Zweige machte sich also bei den Bastarden am Grunde bemerkbar, während sie bei dem ♂-Strauch eher im oberen Teile der Zweige am grössten war. Hier ist auch zu bemerken, dass bei dem oben erwähnten Bastard *repens* × *purpurea* derselbe ♂-Strauch benutzt wurde, weshalb dieser Bastard niedriger und feiner ausgefallen ist als es sonst der Fall gewesen wäre.

Architektonisch waren die *aurita* × *purpurea*-Sträucher mehr *aurita*- als *purpurea*-ähnlich, hatten graue, kurze Zweige wie *aurita*. Die innere Rinde war aber, wie bei *purpurea*, citronengelb.

Die beiden Stammarten haben dieselbe Grundform der Blätter; sie sind nämlich bei beiden verkehrt eiförmig, bei *aurita* aber breit, bei *purpurea* lang und schmal, unterwärts stark zugespitzt. Die Bastarde hatten breitere Blätter als *purpurea*, aber längere als *aurita*; am Rande waren sie in der oberen Hälfte gesägt wie bei *purpurea*, aber nicht von scharfen Zähnen wie bei dieser, sondern grobgesägt. Die Spitze war wie bei *aurita* zurückgekrümmt, aber von der charakteristischen Netznadrigkeit der *aurita* war fast nichts zu sehen. Oberseits waren sie trübgrün wie *aurita*, und unterseits grau behaart wie diese.

Die Ähren waren stark *purpurea*-ähnlich und ähnelten sehr den Ähren von *repens*  $\times$  *purpurea*, so dass ich auf eine Beschreibung verzichten kann. Nur waren die Narben noch kürzer als bei dem erwähnten Bastard.

*S. purpurea*  $\times$  *caprea*.

Das einzige Individuum dieser Kreuzung war, wie Fig. 4, rechts, veranschaulicht, ein hoher, kräftiger Strauch, ungefähr von der Grösse und Architektur einer *caprea*. (Die bei dieser Kreuzung verwendete *purpurea* ♀ war ein typischer, hochwuchsiger Strauch mit ganz aufrechten, langen Zweigen.) Die Äste des Bastards waren jedoch länger und schlanker als bei *caprea*, und die innere Rinde war citronengelb wie bei *purpurea*.

Die Blätter waren gross, von der Länge der *caprea*-Blätter, aber schmaler, an der Mitte, oder dicht oberhalb der Mitte am breitesten länglich elliptisch — verkehrt eiförmig, 80 mm lang und 30 mm breit, oberwärts gesägt, am Grunde fast ganzrandig, mit scharf abgesetzter Spitze. Oberseits waren sie lebhaft grün, fast wie *caprea*-Blätter, glänzend, unterseits bläulich grün. Sowohl ober- als unterseits waren die Blätter ganz kahl. Nur vereinzelt war eine rostbraune Behaarung längs des Mittelnervs zu finden, wie man sie auch bei *purpurea* bisweilen sieht, speziell bei den jungen Blättern. Von der Filzhaarigkeit der *caprea* war gar nichts zu finden. Diese Dominanz der Kahlheit von *purpurea* über die *caprea*-Behaarung ist um so eigentümlicher als die *aurita*-Behaarung, wie oben erwähnt, über die *purpurea*-Kahlheit dominant war. Die Behaarung von *caprea* und die von *aurita* verhalten sich also genotypisch ganz verschieden, obgleich die Haare der beiden Arten von demselben morphologischen Typus sind. Systematisch werden auch die Arten *caprea*, *cinerea* und *aurita* zu einer Gruppe zusammengestellt, die gerade durch die kurzen, krausen, allseitig gerichteten Haare ausgezeichnet ist. Es sieht aber aus, als ob dieser Charakter nur ein scheinbar gleichförmiger sei, kein phylogenetisch und genotypisch einheitlicher. Ganz sicher kann man jedoch dies nicht behaupten, denn es ist ja auch möglich, dass *purpurea* ♀ und ♂ von diffe-



Fig. 4. *S. purpurea*  $\times$  *caprea* (rechts) und *S. repens*  $\times$  *purpurea* (links).

renter genotypischer Natur in bezug auf die Kahlheit gewesen sind. Diese Frage ist also nur durch weitere Versuche zu entscheiden.

Die Ähren waren lang und schmal, fast ganz *purpurea*-ähnlich.

#### *S. purpurea* × *hastata*.

Diesen wohl kaum wildwachsend gefundenen Bastard habe ich nur in einem Individuum erhalten.

Architektonisch ist er zwischen den Eltern intermediär, ist höher als *hastata*, hat aber kürzere Äste als *purpurea*.

In bezug auf die Blätter ist der Bastard in der Hinsicht eigentümlich, dass sie gar nicht intermediär, sondern fast ganz *hastata*-ähnlich sind. Sie sind breit mit abgerundetem Grunde, an der Mitte oder unterhalb der Mitte am breitesten, oberseits trübgrün, glänzend, unterseits blaugrün oder blauweiss, am Rande feingesägt, beiderseits ganz kahl, alles Charaktere, die auch *hastata* auszeichnen. Sie sind wohl etwas länger und stärker zugespitzt als dies gewöhnlich bei *hastata* der Fall ist, aber auch diese Charaktere zeigen nicht bestimmt auf *purpurea*. Die Nebenblätter sind gross, jedoch kaum so breit als bei *hastata*. Kurz gesagt, keiner, der diesen Strauch in der Natur gefunden hätte, wäre auf die Vermutung gekommen, dass er ein Bastard mit *purpurea* oder überhaupt ein Bastard sei, falls man nur die Blätter beurteilt hätte. Hätte man aber die Rinde abgeschält und die Farbe der inneren Rinde beurteilt, so hätte man sogleich ein distinktes *purpurea*-Merkmal gefunden, denn die innere Rinde ist bei dem Bastarde klar citronengelb.

Der blühende Strauch verriet auch schon seine *purpurea*-Abstammung. Er war männlich. Die ♂-Blüten von *purpurea* sind dadurch sehr charakteristisch, dass sie ganz verwachsene Staubblätter haben. Der Bastard hatte zur halben Länge verwachsene Staubblätter, war also in bezug auf dieses Merkmal schön intermediär.

Es ist ja möglich, dass auch die ♀-Ähren dieses Bastards ausgesprochene *purpurea*-Merkmale zeigen. Denn bei den Bastarden *repens* × *purpurea*, *aurita* × *purpurea* und *purpurea* × *caprea* dominieren sämtliche Merkmale der *purpurea*-Ähren fast vollständig. Bei sämtlichen machen sich aber auch die *purpurea*-Merkmale an den Blättern geltend. Da sie aber in der *hastata*-Verbindung dies nicht tun, ist es auch nicht sicher, dass die Ährencharaktere von *purpurea* in dieser Verbindung so stark hervortreten, dass sie den Bastard bestimmbar machen. Ist es so, weicht dieser Bastard von sämtlichen anderen meiner F<sub>1</sub>-Bastarde dadurch ab, dass er nicht habituell intermediär ausfällt. Jedoch ist hier an *repens* × *cinerea* zu erinnern, die sich *cinerea* sehr stark näherte.

#### 4. *Cinerea*-Bastarde.

##### *S. aurita* × *cinerea*.

Dieser Bastard ist in der Natur sehr häufig, weil die Stammarten meistens an denselben Lokalitäten zusammen wachsen und sich leicht kreuzen. Die Folge



ist, dass Sträucher, die gemischte Charaktere der Arten zeigen, häufiger sind als die idealen Arten. Dass es aber so auch sein muss, habe ich oben schon mit einem Beispiel veranschaulicht (S. 12).

Von dem Bastard habe ich zwei Sträucher, beide ♀. Architektonisch gleichen sie mehr *cinerea* als *aurita*, haben auch die grauen Zweige und grau filzig behaarten Äste der ersten Art.

Die Blätter sind länglich verkehrt-eiförmig, nähern sich also bezüglich der Form mehr *cinerea* als *aurita*. Sie sind aber jedoch oberseits stark runzelig, haben zurückgekrümmte Spitze und wellig grobgesägten Rand, alles Charaktere, die an *aurita* erinnern.

Die Ähren waren fast so gross wie *cinerea*-Ähren und die Narben, die bei *aurita* sehr kurz sind, waren wenig kürzer als die der *cinerea*.

### *S. cinerea* × *caprea*.

Ein ♀-Strauch, der zwar zwischen den Stammarten intermediäre Charaktere zeigte, ausserdem aber mehrere eigenartige Eigenschaften darbot.

Die Zweige waren grau, die jüngeren auch grau filzig wie die der *cinerea*.

Die Blätter waren gross wie *caprea*-Blätter und nur wenig schmaler als die dieser Art. Am Grunde waren sie breit, abgerundet wie bei *caprea*. Die grösste Breite lag aber oberhalb der Mitte wie bei *cinerea*. Oberseits waren sie trübgrün, glanzlos wie *cinerea*-Blätter, unterseits grau filzig wie bei *caprea*.

Die Ähren waren mehr *cinerea*- als *caprea*-ähnlich, also ziemlich lang und locker. Auch die Kapseln waren fast *cinerea*-ähnlich.

Obgleich also der Bastard deutlich die Charaktere der Eltern gemischt zeigte, war er aber jedoch in mehreren Beziehungen von eigenartigem Typus, indem neue Eigenschaften, die keine der Stammarten hat, auftraten.

Schon architektonisch wich er von diesen dadurch ab, dass er den Wuchs eines Trauerbaumes hatte. Fig. 5 veranschaulicht dies. Wie man sieht, sind die Zweige lang und schlank, überhängend. (Der dicke Zweig, der von der Mitte der rechten Seite der Figur ausgeht, gehört einem anderen Baum an.)

Auch die Blätter zeigten abweichende Eigenschaften. Der Rand war scharf gesägt mit spitzen Zähnen, und die Zahnspitze trug eine gestielte Glandel. Die Zähne waren an der Blattspitze fein und dicht, am übrigen Blatttrand ziemlich grob. Ausserdem wurden die Blätter beim Trocknen schwarz, jedoch nicht über die ganze Fläche, sondern schwarzgefleckt.

Wie sind nun diese Eigenschaften zu deuten? Dass sie immer bei der Kreuzung *cinerea* × *caprea* auftreten, ist nicht wahrscheinlich. Sie sind wohl eher so zu erklären, dass diese speziellen Elternsträucher gewisse Eigenschaften gehabt haben, die nicht jede für sich in dem äusseren Aussehen hervortreten können, bei der Kreuzung aber hervortreten müssen. Der oben behandelte Fall der Spaltung der

Behaarung der Kapseln bei *viminalis*  $\times$  *phylicifolia* ist in dieser Hinsicht lehrreich (vgl. S. 12).

Das Schwarzwerden der Blätter beim Trocknen ist in der Hinsicht besonders interessant, dass diese Eigenschaft für eine ganz andere Art, nämlich *S. nigricans*, sehr charakteristisch ist. Die Systematiker erklären das Auftreten dergleichen Eigenschaften als Atavismus, dessen Ursache eine lang zurückliegende Kreuzung ist. Die Mendelforschung hat aber gezeigt, dass zwei in ihren morphologischen Eigenschaften ganz übereinstimmende und auch genotypisch gesehen reine Rassen bei



Fig. 5. *S. cinerea*  $\times$  *caprea*.

Kreuzung ein Produkt ergeben können, das eine ganz neue morphologische Eigenschaft zeigt. Wir haben z. B. eine weissblühende Rasse, die die Eigenschaft A hat, eine andere, die eine andere Eigenschaft B trägt. Diese Eigenschaften haben aber jede für sich keine morphologische Farbenwirkung an der Blüte. Werden aber die Rassen gekreuzt, reagieren die Faktoren A und B mit einander und erzeugen eine rote Blütenfarbe. Es tritt also eine rotblühende Pflanze nach Kreuzung zweier weissblühender hervor, gerade so, wie man bei Zusammengiessen zweier farblosen Lösungen von Rhodankalium und einem Ferrisalz eine blutrote Lösung

erhält. Ebenso wäre es denkbar, dass z. B. gewisse Sträucher von *S. caprea* eine Eigenschaft X haben, andere von *S. cinerea* eine Eigenschaft Y, die jede für sich nicht schwarz werdende Blätter erzeugen können. Werden aber zufällig zwei solche Sträucher gekreuzt, erhält der Bastard beim Trocknen schwarze Blätter, weil er die beiden Eigenschaften X und Y nun besitzt, die erst diese Reaktion ermöglichen. Ich habe hier an dieses Resultat der Mendelforschung erinnern wollen, um hervorzuheben, dass man das Auftreten einer Eigenschaft, die eine andere Art besitzt, gar nicht notwendig auf eine lang zurückliegende Kreuzung mit dieser Art zurückzuführen braucht.

*S. caprea*  $\times$  *cinerea*.

Die Bastarde dieser Kreuzung waren dem oben behandelten reziproken Bastard sehr ungleich. Dies beruht darauf, dass der Mutterstrauch, obgleich sehr *caprea*-ähnlich, eine Derivante einer Kreuzung *caprea*  $\times$  *cinerea* war.

Diese Kreuzung wird deshalb unten in einem anderen Zusammenhang behandelt (vgl. S. 91).

### 5. *Phylicifolia*-Bastarde.

*S. cinerea*  $\times$  *phylicifolia*.

Von dieser Kreuzung hatte ich 7 Sträucher, die einen durchschnittlichen intermediären Typus zeigten, wenn sie auch nicht ganz konform waren.

Architektonisch waren sie intermediär, hatten fast kahle, rotbraun gefärbte Zweige wie *phylicifolia*, aber diese waren kräftiger als *phylicifolia*-Zweige.

Die Blätter waren etwas grösser als *phylicifolia*-Blätter, oberhalb der Mitte am breitesten wie bei den beiden Eltern, so lang wie *cinerea*-Blätter, aber nicht breiter als die der *phylicifolia*, weshalb sie einen ziemlich ausgeprägten Sondertypus darboten. Die Sägung des Randes war bei den verschiedenen Individuen variabel. Ein Individuum hatte sehr seicht gesägte, oft fast ganzrandige Blätter, ein anderes grob wellig gezähnte. Die übrigen hatten ziemlich scharf gesägte Blätter. Die jungen Blätter waren etwas behaart von *cinerea*-ähnlichen Haaren, die älteren fast ganz kahl, nur mit vereinzelt Haaren, speziell am Grunde. Oberseits waren die Blätter dunkelgrün, glänzend, unterseits blaugrün. Die Kahlheit, die Farbe und der Glanz der *phylicifolia*-Blätter waren also bei dem Bastard stark prävalierend.

Die Ähren waren bei der Mehrzahl der Individuen mehr *phylicifolia*- als *cinerea*-ähnlich, jedoch etwas grösser als bei der ersten Art. Bei einem Strauche waren aber die Ähren dick und die Kapseln gross fast wie bei *cinerea*. Ein zweites Individuum näherte sich in bezug auf die Ährenform dieser Variante. Die Kapselstiele waren lang, ungefähr dreimal so lang als die Nektarien. Die Griffel waren von *phylicifolia*-Länge, länger als die Narben. Diese waren bis zur Basis gespalten, das Individuum ausgenommen, das *cinerea*-ähnliche Ähren hatte.

Oben habe ich erwähnt, dass *phylicifolia* ♂ in bezug auf die Behaarung der Kapseln heterozygot sein muss, weil dieses Individuum bei Kreuzung mit *viminialis*, die konstant behaarte Kapseln hat, nach dem Verhältnis 1:1 aufspaltet. Aber ebenfalls *cinerea* hat behaarte Kapseln. Es ist also zu erwarten, dass auch die Kreuzung *cinerea* × *phylicifolia* in  $F_1$  aufspalten soll. Dies trat tatsächlich auch ein. Von den 7 Individuen der Kreuzung waren 5 behaart, 2 kahl. Nach dem Verhältnis 1:1 war eine Spaltung 3,5: 3,5 zu erwarten. Die Abweichung ist also 1,5, da aber der mittlere Fehler  $\pm 1,3$  ist, ist das Verhältnis nicht so schlecht, wie es vielleicht anfangs aussieht. Aus den erwähnten Kreuzungen ist also klar, dass die Eigenschaft der Kapselbehaarung unabhängig von den sonstigen Eigenschaften der Arten, seien diese *viminialis*- oder *cinerea*-Eigenschaften, spaltet. Auch ist bemerkenswert, dass die Haarigkeit der Blätter eine von der Behaarung der Kapseln unabhängige Eigenschaft ist. Denn in bezug auf die erstgenannte Eigenschaft tritt weder bei *cinerea* × *phylicifolia* noch bei *viminialis* × *phylicifolia* eine Spaltung ein, sondern die Kahlheit der Blätter bei *phylicifolia* ist fast ganz dominant, und sämtliche Individuen der Kreuzungen verhalten sich gleich. *Phylicifolia* muss dann einen anderen Faktor für die Kahlheit der Blätter enthalten, der bei dieser Art homozygot ist, also in  $F_1$  auch nicht spalten kann. Man kann also nicht die alte Auffassung aufrecht halten, dass die Arteigenschaften sich intermediär vererben und nicht spalten. Man sieht sogar, dass Haarigkeit keine einfache Eigenschaft ist, sondern in den verschiedenen Organen der Pflanze von ganz verschiedenen Faktoren verursacht ist, die unabhängig spalten.

#### *S. phylicifolia* × *nigricans*.

Der ♀-Elter dieser Kreuzung war eine typische *phylicifolia* mit rotbraunen Zweigen, kahlen Blättern und behaarten Kapseln. Der ♂-Strauch war eine grossblättrige *nigricans* mit spärlich behaarten Blättern.

Der Bastard, von dem ich nur einen Strauch hatte, war in bezug auf die Blätter mehr *nigricans*- als *phylicifolia*-ähnlich. Sie waren oberseits satt grün, unterseits grösstenteils blaugrün, gingen aber gegen die Spitze ins Reingrüne über (evaneszierten). Beim Trocknen wurden sie schwarz. Die ganz jungen Blätter waren *nigricans*-behaart, die älteren ganz kahl.

Auffallend war das Aussehen der Kapsel. Der *phylicifolia*-Elter hatte ganz behaarte Kapseln. Wie *nigricans* in bezug auf diese Eigenschaft veranlagt war, weiss man nicht. Denn wie ich oben für *phylicifolia* ♂ gezeigt habe, kann man nicht daraus, dass der Strauch in allen übrigen Eigenschaften typisch ist, schliessen, dass er auch in den Merkmalen des fehlenden Geschlechts sich typisch und konstant verhält. Der Bastard hatte jedenfalls teilweise haarige, teilweise kahle Kapseln, wie es Fig. 6 veranschaulicht. Der Kapselstiel war dicht wollig behaart. Der un-

tere, dickere Teil der Kapsel war ganz kahl, der obere, halsförmig verschmälerte Teil in der Blüte dicht wollig behaart, später spärlich behaart bis fast kahl.

Es versteht sich von selbst, dass eine derartige Behaarung für die Auffassung, dass die Bastarde Kompromisstypen sind, wo die Merkmale der Stammarten einen Streit um die Gestaltung des Bastards kämpfen, sehr willkommen ist. *Phylicifolia* hat ganz behaarte Kapseln, *nigricans* ganz kahle. Die beiden Merkmale können aber nicht verschmelzen. Deshalb erhält der Bastard Kapseln, die zu einem Teil kahl sind, zum anderen behaart. Alles, was halbbeharte Kapseln hat, ist also zum Bastard zu rechnen. Tatsächlich werden die Individuen von diesem Kapseltypus, die nicht gar zu selten wildwachsend gefunden werden, sogleich als Bastarde angesehen.

Dies ist aber gewiss nicht richtig. Denn diese Form der Behaarung ist nicht als ein Bastardstadium zwischen Behaartem und Kahlem aufzufassen, also ein heterozygoten Stadium, sondern ist eine ganz besondere, selbstständige Eigenschaft. Wäre dies nicht der Fall, so müssten die oben erwähnten Bastarde *viminalis*  $\times$  *phylicifolia* und *cinerea*  $\times$  *phylicifolia* eine Spaltung in Halbhaarige und Kahle statt in Haarige und Kahle gegeben haben. Denn *phylicifolia* war Bastard, hatte also halbhaarige Kapseln, was man zwar nicht sah, weil der Strauch ♂ war. Bei Kreuzung mit Arten, die behaarte Kapseln haben, musste indessen die Hälfte der Nachkommen wieder Bastarde werden, also halbhaarige Kapseln geben. Dies traf aber nicht zu, und also ist die Annahme, dass die Halbhaarigkeit ein heterozygoten Stadium zwischen Behaartem und Kahlem bezeichnet, nicht aufrecht zu halten. Die Halbhaarigkeit ist eine ebenso selbstständige und genotypisch distinkte Eigenschaft wie die Kahlheit und die Ganzhaarigkeit. In bezug auf die Behaarung bei der *nigricans-phylicifolia*-Serie haben wir also mit mindestens drei unabhängigen Erbliehkeitsfaktoren zutun, nämlich eine, die die Behaarung der Kapseln ganz unterdrückt, eine, die die Behaarung nur teilweise unterdrückt, eine, die die Haarigkeit der Blätter und Zweige unterdrückt.



Fig. 6. Halbhaarigkeit der Kapsel von *phylicifolia*  $\times$  *nigricans* (vgl. Fig. 8).

## 6. *Daphnoides*-Bastarde.

*S. viminalis*  $\times$  *daphnoides*.

Von diesem Bastard, der schon von WICHURA hergestellt worden ist, in der Natur aber sehr selten ist, habe ich 33 Individuen gezogen.

Architektonisch ähnelten sie mehr *daphnoides* als *viminalis*. Sie waren hohe, baumartige Sträucher mit brüchigen Zweigen. Die Zweige waren stark aufrecht, gelblich-schwach bräunlich, fast dick wie bei *viminalis* (also nicht so schlank wie bei *daphnoides*); beim Trocknen wurden sie nur sehr schwach blau bereift.

Die Blätter waren lang wie *viminalis*-Blätter und ungefähr dreimal so breit, kaum so breit als die Blätter von *viminalis*  $\times$  *caprea*, aber länger und länger zugespitzt. Am Rande waren sie regelmässig, aber ziemlich seicht gesägt von langen Zähnen, die nicht *daphnoides*-Zähnen glichen (Fig. 7), unterseits weisseidig behaart von kurzen, feinen Haaren wie bei *viminalis*, jedoch nicht so dichthaarig, oberseits rein grün, glänzend.

Die Ähren waren bei der Merzahl der Individuen fast ganz *daphnoides*-ähnlich, dick, dichtblütig, bei einigen Individuen jedoch verlängert und schmaler, mehr intermediär. Die Narben waren kurz wie bei *daphnoides*. Diese Art dominiert also über *viminalis* in bezug auf die Narbenlänge, während *viminalis* über *caprea*, *cinerea* und *aurita* stark prävalierend ist.<sup>1</sup>

In bezug auf die Blattlänge wichen zwei Individuen durch bedeutend kürzere Blätter als die der übrigen Individuen ab. Bei 4 Individuen waren die Blätter ziemlich spärlich behaart. Auch die Blattbreite war etwas variabel.



Fig. 7. Säugungstypus des Blattrandes von *S. daphnoides* (links) und *viminalis*  $\times$  *daphnoides* (rechts).

Die Geschlechtscharaktere boten bei mehreren Individuen eigentümliche Verhältnisse dar, auf die ich bei Behandlung der Geschlechtsverteilung weiter zurückkomme.

Die Behaarung der Kapseln verdient eine besondere Besprechung. *S. viminalis* hat dicht seidig behaarte Kapseln, *daphnoides* ganz kahle. Von den 12 ♀-Individuen der Kreuzung hatten 8 ganz seidig behaarte Kapseln, 4 nur partiell behaarte. Bei den letzteren hatten die Kapseln am Grunde einen Haarkranz und der obere, halsförmige Teil war seidig behaart, sonst waren sie ganz kahl (Fig. 8). Die partielle Haarigkeit war



Fig. 8. Halbhaarigkeit der Kapsel von *viminalis*  $\times$  *daphnoides* (vgl. Fig. 6).

also nicht von ganz demselben Typus, wie die oben für *phylicifolia*  $\times$  *nigricans* erwähnte. Denn bei diesem Bastard fehlte der Haarring am Grunde der Kapsel (vgl. Fig. 6 und 8). Die Spaltung 8:4 ist wohl als ein Ausdruck des Verhältnisses 1:1 zu betrachten. Da *viminalis* ♀ in der früher erwähnten Kreuzung *vim-*

<sup>1</sup> Auch die vermutete Kreuzung *daphnoides*  $\times$  *viminalis* wurde hergestellt. Aber alle Individuen waren ganz *daphnoides*-ähnlich. Die Ursache muss ein Versuchsfehler sein. Wahrscheinlich habe ich die Pollinierung mit *daphnoides*-Pollen ausgeführt und später an der Tüte fehlerhaft "*viminalis*" geschrieben. Ich muss jedoch diese Kreuzung erwähnen, weil ich in einer brieflichen Mitteilung an LOTSY, die später von ihm mit meiner Einwilligung publiziert wurde (LOTSY, J. P., Kreuzung oder Mutation die mutmassliche Ursache der Polymorphie? — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre, Bd. 14, 1915, S. 215), auch diese Kreuzung besprochen habe und die Meinung vertreten habe, dass sie ein Beispiel vollkommener Dominanz der einen Art wäre, weil ich dann die Kreuzung für gelungen hielt. Das ist aber gewiss nicht der Fall, weshalb ich hier die Gelegenheit benutzen möchte diese irrige Angabe zu berichtigen.

*nalis*  $\times$  *phylicifolia* sich als homozygot haarig gezeigt hat, muss die Ursache der Spaltung, also die Heterozygotie, in *daphnoides* ♂ gesucht werden. Dieser Strauch ist also in bezug auf die Eigenschaft der partiellen Behaarung der Kapseln heterozygot, was man indessen an dem Individuum nicht sehen kann, weil es männlich ist. Die partielle Haarigkeit dominiert über Ganzhaarigkeit. Man muss deshalb schon in  $F_1$  eine Spaltung in ebensovielen partiell haarigen als ganzhaarigen Pflanzen erhalten. Eigentümlich ist nur, dass ich bei der Bastardanalyse ein Individuum von *daphnoides* gefunden habe, das die Eigenschaft partiell behaarter Kapseln hat, denn *daphnoides* scheint immer ganz kahle Kapseln zu haben. Da aber ein Sali-colog, der *daphnoides* mit halbbehaarten Kapseln fand, gewiss das Individuum für einen Bastard angesehen haben würde, ist es ja nicht eigentümlich, dass *daphnoides* immer kahle Kapseln zugeschrieben wird.

### *S. purpurea* $\times$ *daphnoides*.

Zwei Sträucher, die sehr kräftig, hochwüchsig, baumartig waren. Die Zweige waren ziemlich schlank, rotbraun, lang, beim Trocknen stark blaubereift. Die blaue Bereifung der Äste von *daphnoides* dominiert deshalb in dieser Kreuzung, während sie in der oben erwähnten Kreuzung *viminalis*  $\times$  *daphnoides* fast rezessiv war.

Die Blätter glichen in bezug auf die Form mehr *purpurea* als *daphnoides*, waren lang und ziemlich schmal, vier bis fünf mal so lang als breit, oberhalb der Mitte am breitesten. Sie waren aber schärfer und länger zugespitzt als *purpurea*-Blätter, und der Rand war bis zur Basis von *daphnoides*-ähnlichen Zähnen gesägt. Sowohl ober- als unterseits waren die Blätter ganz kahl.

Die Ähren waren lang, schmal und dunkel, auffallend *purpurea*-ähnlich. Bei dem einen Individuum waren sie bedeutend länger als *purpurea*-Ähren, 45—50 mm. Die Kapseln waren etwas grösser und länger als *purpurea*-Kapseln, glichen aber jedoch stark dieser Art. Griffel und Narben waren sehr kurz. Die Kapseln waren behaart, aber nicht filzig wie bei *purpurea*, sondern von sehr feinen Haaren. Die Charaktere der Ähren von *purpurea* waren also auch in dieser Kreuzung sehr stark dominant, gerade wie ich oben für mehrere andere *purpurea*-Bastarde erwähnt habe (S. 18).

## 7. *Fragilis*-Bastarde.

### *S. alba* $\times$ *fragilis*.

Ein Baum, der noch nicht geblüht hat. Architektonisch ist er bedeutend mehr *alba*- als *fragilis*-ähnlich. Während die Äste bei *fragilis* mit den Zweigen einen grossen Winkel bilden und am Grunde sehr brüchig sind, waren sie bei dem Bastard ziemlich aufrecht und am Grunde zäh wie bei *alba*. Sie waren auch wie die *alba*-Zweige behaart.

Auch die Blätter waren mehr *alba*- als *fragilis*-ähnlich, die jungen unterseits stark haarig, die älteren spärlich behaart oder fast kahl.

*S. viminalis* × *fragilis*.

Alle früher behandelten Bastarde sind ebenso kräftig gewesen wie die Eltern, oder, falls diese verschieden kräftig gewesen sind, wenigstens ebenso wohlentwickelt wie der kleinste Elter.

In dieser Beziehung war aber *viminalis* × *fragilis* sehr stark abweichend. Diese Bastardierung ergab sehr samenreiche Kapselfrüchte, und die Samen erschienen wohlentwickelt. Sie keimten auch normal, und ich erhielt sehr viele Keimpflanzen. Die Pflanzen starben aber allmählich ab, so dass ich im folgenden Jahre nur 5 Pflanzen am Leben hatte. Diese waren alle sehr zwergartig und verkümmert, und 4 starben am Ende

des Jahres ab. Nur ein Individuum ist noch am Leben. Obgleich es nun neun Jahre alt ist, hat es aber nur eine Höhe von 15 cm erreicht. Wie Fig. 9 zeigt, ist es nicht einmal so hoch als der Nummerstock.

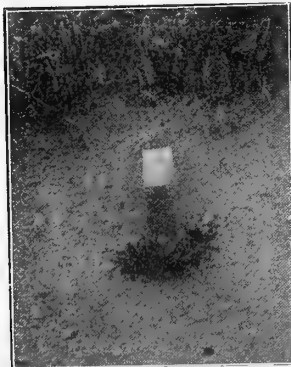


Fig. 9. *S. viminalis* × *fragilis*.

Fig. 10 demonstriert sehr drastisch den Unterschied in be-



Fig. 10. *S. alba* × *fragilis* (rechts) und *viminalis* × *fragilis* (links, von weissem Papier umgeben).

zug auf die Höhe zwischen den beiden *fragilis*-Kreuzungen *alba* × *fragilis* (rechts) und *viminalis* × *fragilis* (links, von weissem Papiere umgeben, um sichtbar gemacht zu werden).

Der *viminalis* × *fragilis*-Zwerg hat einen polsterförmigen Wurzelhals, von dem drei Stämme, falls ich diesen Ausdruck hier verwenden darf, ausgehen. Der grösste ist 15 cm hoch und 15 mm dick, die beiden anderen kleiner. Von dem Wurzelhals und von diesen Stämmen sprossen jedes Jahr kleine, nur wenige cm lange,



blattragende Äste hervor, die im Herbst wieder absterben und abfallen. Ein Zuwachs in der Höhe findet nicht mehr statt; die mögliche Höhe ist offenbar schon erreicht. Die Stämme haben während der früheren Jahre einen Dickenzuwachs gezeigt, der aber auch jetzt beendet zu sein scheint. Denn 1917 sprossen neue Äste nur aus dem grössten Stamme, die beiden anderen waren ganz vertrocknet. Auch der grösste Stamm war nur im unteren Teil ganz frisch, im oberen Teil vertrocknet und in der Mitte teilweise vertrocknet. Auch der Wurzelhals war teilweise vertrocknet. Der Zwerg führt also offenbar ein siechendes Dasein, erhält sich am Leben nur noch so lange, als neue Adventivknospen am Wurzelhals und im unteren Teil des noch frischen Hauptstammes gebildet werden können. Die Möglichkeit, diese Adventivknospen zu lebensfähigen Zweigen auszutreiben, scheint nicht vorhanden zu sein.

Die Blätter sind klein, nicht viel grösser als *repens*-Blätter, von sehr wechselnder Form. Bei allen Weiden sind ja aber die Blätter, die an Adventivsprossen des Hauptstammes sitzen, also an sogenannten Wassertrieben, sehr variabel in bezug auf die Form und Grösse und den normalen Blättern des Strauches sehr unähnlich. Da aber *viminialis* × *fragilis* nur Adventivsprosse trägt, ist die Variabilität der Blätter verständlich. Eine Beschreibung der Blattform hat also keinen Sinn. Am Rande waren die Blätter gesägt wie bei *fragilis*, unterseits mehr oder minder seidig behaart wie bei *viminialis*. Der Zwerg hat nicht geblüht und dies ist gewiss nicht in der Zukunft zu erwarten, weil er immer kümmerlicher zu werden scheint.

Dieser Bastard ist der einzige, der mir aus vielen Verbindungen zwischen den binektarischen Weiden, den *Amerinae* (*pentandra*, *fragilis*, *alba* und *triandra*) und den mononektarischen *Salix*-Arten gelungen ist. Diese Verbindungen waren folgende:

<i>alba</i> × <i>repens</i>	<i>reticulata</i> × <i>alba</i>
<i>aurita</i> × $\left\{ \begin{array}{l} alba \\ fragilis\ 3^1 \\ pentandra \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} aurita\ 2 \\ caprea \\ daphnoides \\ hastata \\ lapponum \\ phylicifolia \\ purpurea \\ repens \end{array} \right.$
<i>caprea</i> × <i>fragilis</i>	<i>triandra</i> × $\left\{ \begin{array}{l} hastata \\ lapponum \\ phylicifolia \\ purpurea \\ repens \end{array} \right.$
( <i>caprea</i> × <i>viminialis</i> ) × <i>fragilis</i>	
<i>cinerea</i> × $\left\{ \begin{array}{l} fragilis \\ (fragilis \times triandra) \end{array} \right.$	
<i>hastata</i> × <i>alba</i>	
<i>herbacea</i> × <i>alba</i>	
<i>phylicifolia</i> × <i>fragilis</i>	
<i>repens</i> × $\left\{ \begin{array}{l} alba \\ fragilis\ 3^2 \\ (fragilis \times triandra) \\ pentandra \\ triandra \end{array} \right.$	

<sup>1</sup> Die Nummer nach einigen Verbindungen gibt an, dass der Versuch während mehrerer Jahre wiederholt worden ist.

<sup>2</sup> Bei einer kurzen Erwähnung der bis 1908 hergestellten Bastarde in einem Aufsätze anderen Inhaltes (Vinterknopparna hos släktet *Salix* och deras betydelse för artbestämningen. — Bot. Notiser

Dass die *Amerinae* in der Gattung *Salix* eine besondere Stellung einnehmen, indem sie mit den anderen Arten nicht gekreuzt werden können oder, falls die Kreuzung gelingt, kaum lebensfähige Bastarde ergeben, darf wohl aus diesen Versuchen hervorgehen. Auch die von WICHURA ausgeführten Verbindungen von *fragilis* und *triandra* mit Nicht-*Amerinae* sind alle misslungen.

Aber auch zwischen gewissen der mononektarischen Weiden scheint die Bastardierung bisweilen so auszufallen, dass die Bastarde zwergwüchsig werden, während die Bastarde hier in der Regel kräftig sind. WICHURA erwähnt einen derartigen Fall, nämlich die Kreuzung *S. arbuscula*  $\times$  *purpurea*. Von dieser Kreuzung hatte er zahlreiche Pflanzen, die jedes Frühjahr zwar kräftige Zweige trieben, die aber im weiteren Verlaufe des Sommers zu welken begannen und dann bis an den Wurzelhals abstarben. Keine der Pflanzen gelangte zum Blühen, sondern sie gingen nach und nach alle ein. Die Pflanzen dieser Bastardierung verhielten sich also offenbar meinem Bastard *viminalis*  $\times$  *fragilis* sehr ähnlich. Nur scheinen die jedes Jahr neugebildeten Zweige kräftiger gewesen zu sein.

In den beiden erwähnten Fällen werden die gekreuzten Arten als systematisch sehr fernstehend betrachtet. Man könnte also sagen, dass ihre Verwandtschaft eine zu geringe gewesen sei, um das Gelingen des Experiments zu ermöglichen. Dies ist ja auch die gewöhnliche Erklärung, die aber sehr wenig aussagt. Denn einerseits geben Kreuzungen zwischen Arten, die systematisch wohl als ebenso fernstehend als *arbuscula* und *purpurea* betrachtet werden müssen (z. B. *viminalis*  $\times$  *phylicifolia* und *purpurea*  $\times$  *hastata*) wohlentwickelte Bastarde, andererseits können gewisse Verbindungen nahe verwandter Arten schwache Nachkommen ergeben. So waren sämtliche 4 aus der Kreuzung (*caprea*  $\times$  *cinerea*)  $\times$  *cinerea* gewonnene Sträucher niedrig bis sehr schwach, und aus  $F_2$  der Kreuzung *viminalis*  $\times$  *caprea* erhielt ich einige schwache oder rein zwergartige Sträucher, während die Mehrzahl kräftig war. Es scheint also, als ob nicht die systematische Verwandtschaft, sondern die faktorielle Zusammensetzung der Eltern für das Gelingen einer Kreuzung entscheidend wäre. Enthalten diese Faktoren, die nicht mit einander reagieren können oder sich in ihrer gegenseitigen Wirkung stören, so gelingt die Kreuzung nicht oder der Produkt wird nicht normal entwicklungsfähig, unabhängig davon, ob die Eltern morphologisch gesehen sehr unähnlich sind oder nicht. Auffallender als bei *Salix* wird die geringe Bedeutung der systematischen Verwandtschaft für die konstitutionelle Vollkommenheit der Bastarde bei *Draba* und *Rubus* gezeigt. ROSEN<sup>1</sup> hat bei Kreuzung der sehr wenig differenten

1908, S. 211) habe ich diesen Bastard als gelungen angesehen. Ich erhielt nämlich aus einer Befruchtung von *repens* mit *fragilis*-Pollen drei Individuen, die aber bei dem Aufwachsen sich als reine *repens*-Individuen entschleierten. Sie verdanken also gewiss ihr Entstehen einem Versuchsfehler. Am wahrscheinlichsten ist wohl, dass ein kleines Insekt durch ein bei der Einsammlung der Tüte nicht beobachtetes Löchlein einige *repens*-Pollenkörner eingeführt hat, denn *repens* ♂ wuchs sehr häufig an demselben Orte.

<sup>1</sup> ROSEN, F., Die Entwicklung der elementaren Arten bei *Eriophila verna*. — Beiträge z. Biol. der Pflanzen, Bd 10, 1911.

Kleinarten von *Draba verna* gefunden, dass die Bastarde sehr steril sind, während man ja hier offenbar nach der systematischen Beurteilung vollständige Fruchtbarkeit erwarten würde. Bei *Rubus* hat andererseits LIDFORSS<sup>1</sup> gefunden, dass bei mehreren Bastardierungen die Bastarde fruchtbarer als die systematisch stark verschiedenen Arten sind, während man wohl hier eher verminderte Fruchtbarkeit erwarten würde.

Es ist also nicht möglich, die Ansicht aufrecht zu halten, dass die kümmerliche Entwicklung oder die Sterilität der Bastarde durch eine grosse morphologische Differenz, eine Artdifferenz, verursacht wäre. Dass man diese Erscheinung des öfteren bei scharf unterschiedenen Arten findet, ist aber so erklärlich, dass diese öfters unter sich nicht reaktionsfähige genotypische Eigenschaften besitzen als Formen, die man aus einer Population herausholt. Übrigens haben wohl gerade diese nicht mit einander reaktionsfähigen Faktoren eine entscheidende Bedeutung bei dem Herausdifferenzieren der systematischen Arten gehabt, da sie die freie Durcheinanderkreuzung der Formen der Ausgangspopulation verhindert haben müssen.

---

<sup>1</sup> LIDFORSS, B., Studier öfver artbildningen inom släktet *Rubus*. — Arkiv för botanik, Bd 4, N:o 6, 1905.

## Zusammenfassung.

Die primären Bastarde ( $F_1$ ) der *Salix*-Arten sind in der Regel, habituell gesehen, zwischen den Eltern intermediär. Während das intermediäre Aussehen bei gewissen Bastarden, z. B. *viminalis*  $\times$  *caprea* und *aurita*  $\times$  *repens*, in bezug auf fast alle Merkmale der Arten ausgeprägt ist, sind mehrere Bastarde nur in der Weise intermediär, dass einige Merkmale stark dem einen, andere ausgeprägt dem anderen Elter ähneln. Sie sind also mosaikintermediär, weil die dominierenden Charaktere an den beiden Eltern verteilt sind, und deshalb bei dem Bastard einen morphologischen Mosaikphaenotypus bilden müssen. Das durchschnittliche Aussehen wird aber jedoch intermediär. So hatte z. B. der Bastard *purpurea*  $\times$  *caprea*-Blätter, die in bezug auf die Form, Grösse und Farbe fast *caprea*-ähnlich waren, aber sie waren ganz kahl wie *purpurea*-Blätter; die Ähren dieses Bastards waren auch kaum von *purpurea*-Ähren zu unterscheiden. Der Bastard *purpurea*  $\times$  *hastata* hatte fast ganz *hastata*-ähnliche Blätter, aber die Staubblätter waren verwachsen wie bei *purpurea*. Vollständige Dominanz aller Eigenschaften einer Art konnte ich indessen bei keiner Kreuzung konstatieren. Bei den Kreuzungen *purpurea*  $\times$  *daphnoides* und *repens*  $\times$  *cinerea* dominierten oder prävalierten die Eigenschaften von *purpurea* und *cinerea* jedoch in auffallendem Grade. Fast vollständige Dominanz zeigten sämtliche Charaktere der ♀-Ähren von *purpurea* bei allen Kreuzungen mit dieser Art (*purpurea*  $\times$  *caprea*, *purpurea*  $\times$  *daphnoides*, *aurita*  $\times$  *purpurea* und *repens*  $\times$  *purpurea*).

Dass morphologisch ähnliche Merkmale zweier Arten nicht als genotypisch identisch angesehen werden können, wurde von mehreren  $F_1$ -Kreuzungen klar demonstriert. Die Kahlheit der Blätter von *phylicifolia* dominierte fast vollständig in den Kreuzungen dieser Art mit Arten, die stark behaarte Blätter haben (*cinerea*  $\times$  *phylicifolia*, *repens*  $\times$  *phylicifolia*, *viminalis*  $\times$  *phylicifolia*), während die Kahlheit von *daphnoides* rezessiv war in der Kreuzung *viminalis*  $\times$  *daphnoides*. Die Kahlheit der *purpurea*-Blätter war über die Behaarung von *caprea* dominant, zu der *aurita*-Behaarung rezessiv, obgleich die letztgenannten Arten denselben charakteristischen Typus der Behaarung haben. Die langen Narben von *viminalis* dominierten oder prävalierten stark über die kurzen Narben von *caprea*, *cinerea* und *aurita*, während sie zu

den kurzen Narben von *daphnoides* rezessiv waren. Die blaue Bereifung der Zweige war in der Kreuzung *purpurea*  $\times$  *daphnoides* dominant, in der Kreuzung *viminalis*  $\times$  *daphnoides* fast rezessiv. Eine gleichartige morphologische Eigenschaft ist also in gewissen Fällen dominant, in anderen rezessiv. Zahlreiche dergleichen Fälle sind aber aus der Mendelforschung schon bekannt und sind auch analytisch aufgeklärt worden. Sie werden durch die Anwesenheit von Hemmungsfaktoren verständlich. Das eine der scheinbar negativen Stadien ist nicht durch die Abwesenheit eines positiven Faktors, sondern durch die Anwesenheit eines Hemmungsfaktors, der die morphologische Manifestation des positiven Faktors hindert, erklärlich. Es ist also, um eines der oben angeführten Beispiele zu nehmen, wahrscheinlich, dass *viminalis* ein positives Gen hat, das *caprea* fehlt, während *daphnoides* ein Hemmungsfaktor hat, der die Wirkung des positiven Genes von *viminalis* verhindert.

Die verschiedenen Individuen einer  $F_1$ -Nachkommenschaft waren in der Mehrzahl der Kreuzungen habituell fast gleichförmig. Zwar traten Differenzen auf, was ja auch natürlich ist, weil die Eltern nicht isogen sein können, da die Arten der Gattung *Salix* dioecisch sind. Diese Differenzen waren aber gewöhnlich nicht so gross, dass sie den Eindruck eines gleichförmigen habituellen Typus störten. Stärker different waren nur die Individuen der Kreuzung *cinerea*  $\times$  *viminalis* und einige Individuen der Kreuzungen *viminalis*  $\times$  *daphnoides* und *viminalis*  $\times$  *phylicifolia*.

In bezug auf die Behaarung der Kapseln trat in den Kreuzungen *viminalis*  $\times$  *phylicifolia* und *cinerea*  $\times$  *phylicifolia* Spaltung in  $F_1$  ein. *Phylicifolia* war gewiss in bezug auf die Behaarung heterozygot, was aber nicht morphologisch ersichtlich wurde, weil der Strauch ♂ war. *Viminalis* und *cinerea* haben beide dicht behaarte Kapseln. Die Kahlheit dominiert über behaart. Man sollte deshalb Spaltung nach dem Verhältnis 1:1 schon in  $F_1$  erwarten. Die erhaltenen Zahlen waren für *viminalis*  $\times$  *phylicifolia* 2 Behaarte: 2 Kahlen, für *cinerea*  $\times$  *phylicifolia* 5 Behaarte: 2 Kahlen. Die erste Zahl ist ja genau das Verhältnis 1:1. Da die erwarteten Zahlen für die letztere Kreuzung  $3,5:3,5 \pm 1,3$  sind, stimmen sie ziemlich gut mit der Annahme einer Spaltung 1:1 überein.

In der Kreuzung *viminalis*  $\times$  *daphnoides* trat auch schon in  $F_1$  Spaltung in bezug auf die Behaarung der Kapseln ein, aber nicht in Behaarten und Kahlen, sondern in Behaarten und partiell Behaarten. Die Heterozygotie ist hier bei *daphnoides* ♂ zu suchen, die also in bezug auf einen Faktor, der partielle Behaarung verursacht, heterozygot gewesen sein muss. Die partielle Behaarung kann nicht als ein heterozygoten Stadium zwischen Behaarung und Kahlheit aufgefasst werden, wie die Salicologen meinen, sondern ist als eine ganz selbständige Eigenschaft aufzufassen. Denn sonst müsste man in den oben genannten Kreuzungen partiell Behaarte statt Kahle erhalten haben. Da *daphnoides* als partiell behaart und in bezug auf diese Eigenschaft als heterozygot angesehen werden muss, da weiter die Behaarung von *viminalis* rezessiv

ist, muss man eine Spaltung 1:1 erwarten. Die erhaltenen Zahlen 8 Behaarte: 4 Kahlen stimmen recht gut mit dieser Annahme überein. Denn das theoretisch berechnete Verhältnis ist  $6:6 \pm 1,7$ .

Sowohl die Spaltung der letzterwähnten Kreuzung als die der Kreuzung *viminialis*  $\times$  *phylicifolia* zeigen ein Defizit an Dominanten, so dass die Zahlen sich mehr dem Verhältnis 1:2 als 1:1 tatsächlich nähern. Eine wahrscheinliche Erklärung dieser Erscheinung ist unten besprochen (S. 107).

Die primären Bastarde waren mindestens ebenso kräftig als der kleinste Elter. Auch Verbindungen zwischen systematisch fernstehenden Arten, wie z. B. *purpurea*  $\times$  *hastata* und *phylicifolia*  $\times$  *viminialis* waren sehr wohlentwickelt und noch fertil. Eine Ausnahme bildete nur ein Bastard *viminialis*  $\times$  *fragilis*, der ein sehr kümmerlicher Zwerg war. Die Kreuzungen zwischen Arten der Gruppe *Amerinae* und den sonstigen Weidenarten gelingen aber gewöhnlich nicht, und falls sie gelingen, geben sie keine vitale Nachkommenschaft. Die Ursache dieser Erscheinung habe ich oben ausführlich besprochen (S. 28).

---

### Kap. III. Die Nachkommenschaft der primären Bastarde ( $F_2$ ).

Die alte Auffassung der Artbastarde, nämlich, dass diese in den folgenden Generationen konstant wären, also den Typus des primären Bastardes wiederholten, wird noch heut zu Tage von mehreren Biologen sehr zähe festgehalten. Da von mehreren Seiten die *Salix*-Bastarde als Beispiele konstant intermediärer Vererbung angesehen werden, ist natürlich die Entscheidung dieser Frage eine der Hauptaufgaben meiner Untersuchungen gewesen. Dass indessen die *Salix*-Bastarde als gute Beispiele konstant intermediärer Bastarde angesehen worden sind, ist verständlich, da diese Ansicht sich auf experimentelle Untersuchungen stützen kann. Die in der Mitte des neunzehnten Jahrhunderts (1852—1858) von WICHURA ausgeführten, umfassenden Versuche wurden von ihm als Beweise dieser Auffassung klar ausgesprochen. So sagt er: »Wird ein Bastard mit dem eigenen Pollen befruchtet, so sind die Produkte den beiden Elternpflanzen gleich oder ähnlich. Der Bastard hat also, soweit er überhaupt fruchtbar ist, auch die Fähigkeit, sich in seiner Eigentümlichkeit fortzupflanzen. Die vier Versuche, die ich zur Feststellung dieser nicht unwichtigen Tatsache mit *S.* ( $\text{♀ caprea} \times \text{♂ daphnoides}$ ) art., *S.* ( $\text{♀ viminalis} \times \text{♂ caprea}$ ) art., *S.* (*aurita*  $\times$  *repens*) spont., *S.* (*purpurea*  $\times$  *viminalis*) spont. vornahm, sind sämtlich gelungen.« (WICHURA S. 27).

Konsequent in seiner Auffassung ist aber WICHURA nicht. In einem anderen Kapitel seiner Arbeit berichtet er über folgendes Resultat seiner Untersuchungen. »Als ich zur Vorbereitung dieses Berichtes das gesammelte aus meinen Versuchen gewonnene Material, welches ich in getrockneten Exemplaren besitze, einer Musterrung unterwarf, fiel es mir zuerst auf, dass ich fast überall, wo ich hybriden Pollen zur Befruchtung, gleichviel ob bei echten Arten, einfachen oder complizierten Bastarden benutzt hatte, einer grossen Vielgestaltigkeit der einzelnen Individuen begegnete, während hybride Eier in Verbindung mit dem Pollen einer echten Art selbst bei den compliciertesten Bastarden sehr conforme Bildungen geliefert hatten. So waren sehr vielgestaltig *S.* [ $\text{♀ caprea} \times \text{♂ (caprea} \times \text{viminalis)}$ ], *S.* [ $\text{♀ viminalis} \times \text{♂ (♀ caprea} \times \text{♂ daphnoides)}$ ], *S.* [ $\text{♀ (caprea} \times \text{viminalis)} \times \text{♂ (purpurea} \times \text{viminalis)}$ ], *S.* [ $\text{♀ (♀ caprea} \times \text{♂ daphnoides)} \times \text{♂ (♀ caprea} \times \text{♂ daphnoides)}$ ]]» (WICHURA S. 53). Wer so will, kann also aus diesem Ausspruch einen ebenso be-

stimmten Beweis für die Variabilität der Artbastarde herauslesen, wie ein anderer aus dem oben angeführten Zitat die Konstanz der Artbastarde bestätigt finden kann.

Betrachtet man näher die Bastarde, die von WICHURA als Beweismaterial benutzt werden, so ist es überraschend, einen der Bastarde an beiden Stellen zu finden. Die Nachkommenschaft von ( $\text{♀ caprea} \times \text{♂ daphnoides}$ ) wird an der ersten Stelle als gleichförmig betrachtet, dem Bastard [ $\text{♀} (\text{♀ caprea} \times \text{♂ daphnoides}) \times \text{♂} (\text{♀ caprea} \times \text{♂ daphnoides})$ ], der ja gerade dieselbe Nachkommenschaft bezeichnen muss, wird dagegen eine grosse Vielgestaltigkeit zugesprochen. Der Unterschied ist nur, dass WICHURA an der ersten Stelle von den ganzen Sträuchern spricht, an der letzten aber von getrockneten Blättern. Seine differente Meinung ist also aus der Natur des Beobachtungsmaterials verursacht. An den grossen, blattreichen Sträuchern, die vielleicht auch in einander geflochten gestanden haben, hat er nicht Differenzen gesehen, die an einzelnen, neben einander liegenden Zweigteilen scharf hervortraten.

Es liegt mir fern, hier die Versuche von WICHURA tadeln zu wollen. Seine Versuche werden in bezug auf kritische experimentelle Ausführung nur von den fast gleichzeitig ausgeführten Bastardierungsversuchen von GREGOR MENDEL übertroffen, falls man unter den älteren Bastardforschern einen Vergleich macht. Denn weder KÖLREUTER noch GÄRTNER oder NAUDIN, um die hervorragenden Namen zu nennen, führten noch Isolierungen der Blüten aus, die für Bastardierung benutzt werden sollten. Zwar konnten sie jedoch mehrere interessante Resultate erzielen, da aber natürlich auch Störungen des Experiments durch fremden Pollen stattfanden, waren sie jedoch für exakte Erblichkeitsstudien nicht brauchbar. WICHURA war wohl der erste, der stark die unbedingte Forderung der Reinhaltung eines Kreuzungsexperiments betonte und durchführte, was nicht hoch genug geschätzt werden kann. Da jedoch Inkonssequenzen in der Behandlung seines Materials zu finden sind, beruht dies gewiss darauf, dass er in dem allgemeinen Gendankengang seiner Zeit gefangen war, nämlich dass die Speziesbastarde konstant waren. Er sah auch, dass die Nachkommenschaft eines Bastards jedenfalls zum grössten Teil dem primären Bastard ähnelte. Dass die Variabilität jedoch nicht unbeträglich war, fiel ihm erst später auf, als er sein getrocknetes Material durchmusterte. Er stellte deshalb die Hilfshypothese auf, dass dem Pollen eines Bastards eine varietätenbildende Kraft zugeschrieben werden muss. Diese Entdeckung hat ihn offenbar sehr gefreut, denn er sagt, dass er hier vielleicht einem neuen Naturgesetz auf die Spur gekommen sei. Er sah aber nicht ein, dass diese Entdeckung seine Auffassung von der Konstanz der Artbastarde notwendig umstürzen musste. Denn bei Befruchtung innerhalb der primären Bastarde einer Kreuzung muss natürlich *immer* hybrider Pollen verwendet werden. Also müssen die  $F_2$ -Nachkommenschaften (die zweite Generation) aller Artbastarde vielförmig ausfallen, falls seine letzte Entdeckung richtig ist, die er mit mehreren Belegen aus den Versuchen von GÄRTNER zu verifizieren sucht.



Da also die Frage von der Konstanz oder Inkonzanz oder, wie wir nunmehr sagen, von dem Spalten oder Nichtspalten der Bastarde der Gattung *Salix* jedenfalls unklar ist, entschloss ich mich, eine grössere zweite Generation eines Bastards zu züchten, um die Entscheidung dieser Frage zu erzielen. Ich wählte zu diesem Versuch einen Bastard, der von WICHURA für konstant gehalten wird (vgl. S. 33), ohne später unter den variablen Verbindungen aufgenommen zu werden. Dieser Bastard ist *S. viminalis*  $\times$  *caprea*, zugleich einer der häufigsten spontanen Bastarde.

### 1. $F_2$ der Kreuzung *S. viminalis* $\times$ *caprea*.

Zwischen den artifiziellen Bastarden der Kreuzung *viminalis*  $\times$  *caprea* wurden 1911 zwei Kreuzungen ausgeführt. Als Stammpflanzen wurden drei Pflanzen benutzt, nämlich eine ♀, Nr. 13, und zwei ♂, Nr. 15 und Nr. 18. Sowohl die Kreuzung 13  $\times$  15 als 13  $\times$  18 ergaben einen sehr guten Samenansatz. Von der ersten Kreuzung habe ich nun 106 Sträucher, von der letzten 51, also zusammen 157  $F_2$ -Nachkommen. Da, wie oben schon erwähnt, die  $F_1$  sehr gleichförmig war, war es nicht zu erwarten, dass die beiden Kreuzungen verschieden ausfallen würden. Tatsächlich zeigen sie eine gute Parallelität in bezug auf die Variabilität. Nur ist jetzt die Mehrzahl der Individuen der Kreuzung 13  $\times$  18 kleiner als die der Kreuzung 13  $\times$  15, weil die ersteren anfangs ungeeignet ausgepflanzt und deshalb nach drei Jahren wieder versetzt wurden. Noch keiner dieser Sträucher hat geblüht. Die Individuen der Kreuzung 13  $\times$  15 wurden alle gleichzeitig ausgepflanzt und günstig gesetzt, so dass sie teilweise sehr kräftige Sträucher sind. Die Mehrzahl der Individuen blühte 1916. Während des Frühlings dieses Jahres wurde ich aber verhindert, die Blüte zu verfolgen, was ich auch nicht nötig fand, weil ich erwartete, dass 1917 noch mehr Individuen blühen würden. Während des nassen Sommers 1916 wurden aber die Sträucher ungewöhnlich stark von *Melampsora Salicis* beschädigt, so dass die Jahrestriebe bei mehreren Sträuchern, ja, bei einigen Individuen sogar fast der ganze Strauch, abstarben. Von den 106 Individuen dieser Kreuzung blühten nur 45. Da aber die vegetativen Teile gute Charaktere für die Beurteilung der Frage der Spaltung abgeben, hat diese spärliche Blüte meine Untersuchung nur wenig gestört.

Wer nach einer Durchmusterung der 26 Individuen der  $F_1$ , die alle denselben Typus haben, mit unbeträchtlichen Plus- oder Minusschwankungen, einen Überblick der  $F_2$ -Sträucher macht, wird von der grossen, ganz befremdenden Variabilität sehr frappiert. Dass hier keine Rede von einer intermediären Vererbung sein kann, wird sogleich klar, weil viele Sträucher von ganz anderem habituellem Typus als die  $F_1$ -Bastarde sind. Im Folgenden werde ich versuchen, über diese Variabilität eine Übersicht zu geben.

### A. Phaenotypische Übersicht der Variabilität.

Die Wuchsform und das architektonische Aussehen der Sträucher.

Die Eltern sind, obgleich beide Sträucher, in bezug auf die Wuchsform sehr verschieden. Während *caprea* nur wenige, dicke Stämme und abstehende Zweige



Fig. 11. Zwei Individuen verschiedener Architektur der  $F_2$  von *viminalis*  $\times$  *caprea*.

hat und einen baumartigen Strauch bildet, ist *viminalis* durch viele Stämme, aufrechte Zweige und typische Strauchform ausgezeichnet. Die  $F_1$ -Bastarde waren baumartige Sträucher wie *caprea*, hatten aber aufrechte Zweige wie *viminalis*,

Die Mehrzahl der  $F_2$ -Individuen waren architektonisch Übergangsformen zwischen den Eltern. Aber auch Individuen, die den Wuchstypus der Eltern ganz ausgeprägt hatten, kamen vor. Fig. 11 demonstriert zwei Individuen, von denen

das eine (links) architektonisch *caprea* sehr ähnelt, das andere das charakteristische *viminalis*-Aussehen hat. Es treten also in  $F_2$  Individuen auf, die hinsichtlich der Architektur gar nicht dem primären Bastard, sondern den Eltern ähneln.

Aber ausserdem zeigte  $F_2$  Individuen auf, die ganz neue Wuchsformen repräsentierten.

Ein in dieser Beziehung sehr auffallendes Individuum zeigt Fig. 12. Die Zweige sind dünn, die Äste sehr fein, schwach, hängend, so dass die Variante an die Trauerformen (*pendula*-Formen) der Bäume erinnert. Auch die grösseren Stämme waren sehr biegsam, so dass sie leicht gegen den Boden gebogen werden konnten. Offenbar war das mechanische System des Strauches schwach ausgebildet.

Während bei dem erwähnten Individuum nur die Äste hängend waren, waren bei einem anderen Individuum, das in Fig. 13 abgebildet ist, auch die grösseren Zweige hängend. Dieser Strauch war ziemlich niedrig. Ganz denselben Typus repräsentiert auch das in Fig. 26 S. 47 abgebildete Individuum. Sie bilden gewissermassen einen Übergang zu einem kleinen, ganz niederliegenden Typus, der in Fig. 14 und 15 abgebildet ist. Die beiden Individuen dieses Typus sind von so ausgeprägtem *repens*-Wuchs, dass keiner, der sie wildwachsend gefunden hätte, bezweifelt haben würde, dass *S. repens* eine der Komponenten dieser Bastardindividuen sei. Zwar waren die Zweige dicker als *repens*-Zweige und auch nicht *repens*-behaart. Sie zeigten also keinen anderen *repens*-Charakter als den niederliegenden Wuchs. Die Blätter waren bei dem einen Individuum, wie in Fig. 15 zu sehen ist, von der intermediären Form der Kreuzung, bei dem anderen waren sie kürzer, am Grunde am breitesten und dann allmählich gegen die Spitze verschmälert. Sie waren also in bezug auf den Blatttypus ziemlich verschieden.



Fig. 12. Strauch mit schwachen, hängenden Ästen aus  $F_2$  von *viminalis*  $\times$  *caprea*.

Die horizontale Richtung der Zweige der beiden letzten Typen ist gewiss eine erblich bedingte plagiotrope Reaktionsweise der Pflanzen, beruht also nicht auf einer erblichen Schwäche des mechanischen Systems der Pflanze wie bei dem erstgenannten Typus. Denn die Zweige waren nicht schwach.



Fig. 13. Strauch mit transversal gerichteten etwas überhängenden Zweigen aus  $F_2$  von *viminalis*  $\times$  *caprea*.

In bezug auf die Höhe sind noch zwei abweichende Typen zu erwähnen. Der erste dieser Typen wurde in vier Individuen erhalten, von denen zwei hier abgebildet sind (Fig. 16 und 17). Die Sträucher haben einen ziemlich niedrigen und

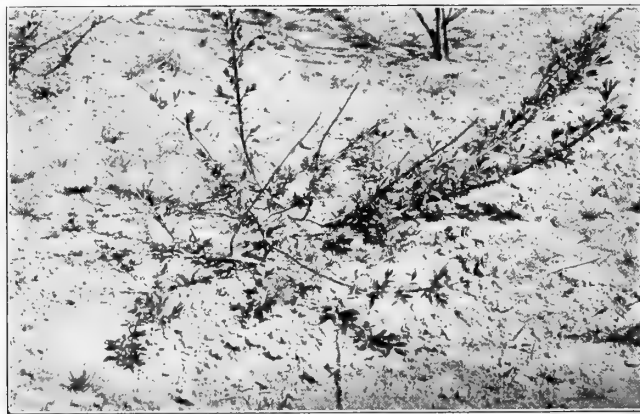


Fig. 14. Strauch mit *repens*-Wuchs aus  $F_2$  von *viminalis*  $\times$  *caprea*.

stark zusammengedrängten Wuchs; der ganze Strauch hat einen fast kugelförmigen Umriss. Die Jahreszweige waren kurz, dick. In den Winkeln

mehrerer Blätter sprossen neue, blatttragende Zweige hervor, so dass man zwei Sprossgenerationen in demselben Jahre erhielt, was ich im Folgenden mit dem Terminus Remontieren bezeichne. Zufolge des Remontierens wurde gerade der sehr dichte Habitus des Strauches erzielt. Da die Blätter der remontierten Zweige unter sich von sehr verschiedener Form sind und auch von den Blättern der normalen Jahreszweige abweichen, wird der Typus sehr heterophyll. Durchschnittlich waren die Blätter kürzer als die  $F_1$ -Blätter, mit breitem Grund und kurzer Spitze, gelblich grün gefärbt, oberseits grau behaart. Dieser Typus wich also in bezug auf mehrere Eigenschaften von den Durchschnittsindividuen ab.

Einige Individuen waren durch Zwergwuchs ausgezeichnet. Da die Sträucher eine sehr verschiedene Zuwachsgeschwindigkeit haben, ist es nicht zu vermeiden, dass einige Sträucher von den Nachbarn überwuchert werden und deshalb ziemlich niedrig werden. Von diesen Modifikanten wichen aber einige Individuen dadurch ab, dass sie niedrigen, zusammengedrängten Wuchs zeigten, obgleich sie ganz frei



Fig. 15. Individuum mit *repens*-artigem Wuchs aus  $F_2$  von *viminialis*  $\times$  *caprea*.

standen. Der ungeheure Höhenunterschied zwischen diesen Zwergen und den normal hohen Sträuchern wird von Fig. 18 veranschaulicht. Im Vordergrund ist der kleinste dieser Zwerge zu sehen. Der hinter ihm befindliche grosse Strauch ist jedoch keineswegs eines der grössten Individuen der  $F_2$ . Dass also auch erbliche Zwerge in dieser Kreuzung auftreten, obgleich beide Eltern hochwüchsige, kräftige Sträucher sind, ist nicht zu bezweifeln.

### Die Blätter.

Die Blattform der Arten *caprea* und *viminialis* ist sehr verschieden; sie wird von den Fig. 19 und 21 illustriert. Fig. 21 ist ein Zweig des bei der Kreuzung *viminialis*  $\times$  *caprea* benutzten ♀-Strauches. Fig. 19 ist zwar nicht der ♂-Strauch dieser Kreuzung, weil dieser, den ich noch nicht in meinen Versuchsgar-

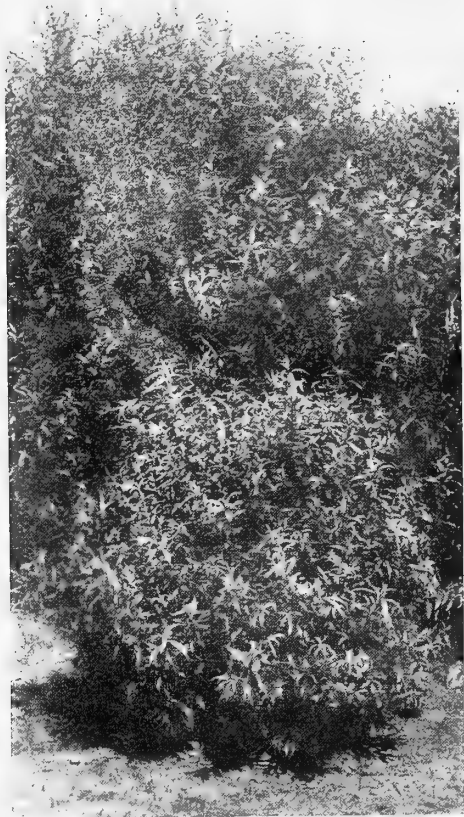


Fig. 16. Phaenotypus mit eigenartigem, zusammengedrägtem Habitus aus  $F_2$  von *viminalis*  $\times$  *caprea*.

war so gross und so reich, dass geprüfte Salicologen, denen ich diese  $F_2$  gezeigt habe, gar nicht glauben konnten, dass sie aus derselben Kreuzung abstammten.

Da man die Variabilität der Blätter besser durch Figuren als Beschreibungen verständlich machen kann, werde ich erst eine durch photographische Aufnahmen reich illustrierte Übersicht dieser geben, um unten auf eine Erklärung dieser Variabilität, wie sie aus den vorhandenen Prämissen geschlossen werden muss, zurückzukommen.

Da die Differenzen natürlich je besser hervortreten, desto grösser die Figuren

ten versetzt habe, im Herbst 1917, als ich Blätter einsammeln wollte, umgehauen worden war. Ich nahm deshalb Blätter von einem nebenstehenden *caprea*-Strauch, der dieselben rundlichen grossen Blätter wie *caprea* ♂ hatte. Die photographische Aufnahme der Fig. 19 repräsentiert also sehr gut die Blattform von *caprea* ♂.

Die Blattform der  $F_1$  wird von Fig. 20 demonstriert. Der hier abgebildete Zweig gehört dem Individuum 13 an, das als ♀-Elter der  $F_2$  benutzt wurde. Fast ganz dieselbe Blattform hatten sämtliche 26 Individuen der  $F_1$ , nur mit unbeträchtlichen Schwankungen in bezug auf die Breite. Aus den Figuren geht hervor, dass die Blätter der  $F_1$  eine zwischen den Eltern intermediäre Form haben, falls man nur die Blattbreite berücksichtigt. In bezug auf die Blattlänge ist aber *caprea* prävalierend.

In schroffem Gegensatz zu der Gleichförmigkeit der  $F_1$ -Individuen stand die ausserordentlich grosse Variabilität der  $F_2$ -Individuen in bezug auf den Blatttypus. Diese



Fig. 17. Derselbe Phaenotypus wie in Fig. 16, aus derselben Kreuzung.

sind, habe ich zum grössten Teil die Gipfel von Jahreszweigen photographiert. Diese Aufnahmen sind von halber natürlicher Grösse. Da aber grössere Differenzen durch Aufnahmen von Habitusbildern sehr auffällig werden, und da man auf diese Weise Charaktere demonstrieren kann, die nicht auf getrocknetem Material hervortreten, habe ich auch einige dergleichen Figuren mitgenommen.



Fig. 18. Zwergform aus  $F_2$  von *viminalis*  $\times$  *caprea* (in dem Vordergrund). Hintenan ein kaum mittelhohes Individuum derselben Kreuzung.

Die ganz kolossale Differenz in bezug auf die Blattgrösse der  $F_2$ -Pflanzen wird von den Fig. 22 und 23 sehr scharf hervorgehoben. Den grossblättrigsten Strauch der  $F_2$  zeigt Fig. 22, rechts (Nr. 528)<sup>1</sup>, den kleinblättrigsten Fig. 23, rechts (Nr. 620). Die

<sup>1</sup> Wenn die Nummer des Strauches angegeben wird (die Feldnummer des Strauches auf meinem Versuchsfeld), wird er unten unter dieser Bezeichnung weiter besprochen.





Fig. 19. Blätter von *S. caprea*.



Fig. 20. Blätter des Bastards *viminalis*  $\times$  *caprea* ( $F_1$ ).



Fig. 21. Blätter von *S. viminalis*.



intermediäre Blattgrösse, also die der  $F_1$ , wird von dem linken Strauche der Fig. 22 illustriert. Der Strauch links an der Fig. 23 hat Blätter, die länger und grösser als die der  $F_1$  sind. Schon die Differenz zwischen den beiden Sträuchern der Fig. 23 ist ja sehr auffallend. Man kann vielleicht den Einwand machen, dass die Sträucher der beiden Figuren nicht ganz vergleichbar sind, da ja die der Fig. 22 grösser als die der Fig. 23 sind. Die letzteren gehören tatsächlich den oben erwähnten Individuen an, die im dritten Jahre umgepflanzt wurden, weshalb sie



Fig. 22. Differenz in bezug auf die Blattgrösse zweier Individuen der  $F_2$  von *viminalis*  $\times$  *caprea*. Der linke Strauch repräsentiert ungefähr die Blattgrösse der  $F_1$ , der rechte hat Blätter, die doppelt so gross wie *caprea*-Blätter sind.

noch ziemlich klein sind. Wenn aber die Sträucher diese Grösse erreicht haben, haben die Blätter ihre definitive Grösse erreicht, weshalb der oben gemachte Vergleich ganz berechtigt ist.

Auch die Fig. 24 und 25 zeigen kleublättrige Individuen. Fig. 24 demonstriert gleichzeitig eine grosse Differenz der Sträucher in bezug auf die Höhe. Der

Strauch im Vordergrund ist der abweichende, ziemlich niedrige Strauch, der früher besprochen und einzeln abgebildet worden ist (vgl. Fig. 17). Hinter ihm steht ein sehr kleinblättriger, ziemlich hoher Strauch, hinter diesem ein sehr hochwüchsiger mit intermediären Blättern. Links sieht man die hervorragenden Zweige eines Individuums, das breitere Blätter als die intermediären hat. Sämtliche Sträucher sind gleichzeitig ausgepflanzt worden. Fig. 25 zeigt einen grossen und hochwüchsigen, aber sehr kleinblättrigen Strauch nebst einem kleineren, der Blätter von intermediärer Breite hat, die aber länger, hängend sind.

Die Kleinblättrigkeit der erwähnten drei Individuen ist zwar bei habituellem Betrachten sehr auffallend, sie ist aber bei näherer Musterung keine gleichförmige



Fig. 23. Differenz der Blattgrösse zweier Individuen der  $F_2$  von *viminalis*  $\times$  *caprea*.  
Der rechte Strauch ist sehr kleinblättrig. Vgl. das Individuum Fig. 22, rechts; das  
das entgegengesetzte Extrem bezeichnet.

und keine primäre. Die kleinen Blätter sitzen nämlich an remontierten Zweigen, die aus den Winkeln der Blätter der wirklichen Jahreszweige hervorsprossen (vgl. Fig. 45, S. 75, wo dies hervorgehoben wird). Die Kleinblättrigkeit ist deshalb eine modifikative, die offenbar auf Nahrungsmangel beruht, weil der Strauch in demselben Jahre zwei Blattgenerationen entwickeln muss. Sie ist aber nicht desto weniger eine konstante Eigenschaft dieser Sträucher, weil sie jedes Jahr diese zweite Blattgeneration entwickeln. Während das in Fig. 23 abgebildete Individuum eine primäre Kleinblättrigkeit hatte, ist aber diese eine sekundäre. Die Grösse der primä-

ren Blätter der letztgenannten Sträucher war ziemlich verschieden, durchschnittlich jedoch kleiner als die intermediäre.

Fig. 26 zeigt drei Sträucher, die auffällige Verschiedenheiten sowohl in bezug auf den Wuchs als die Blätter zeigen. Der rechte hatte intermediäre Blätter. Der mittlere hatte Blätter, die kürzer und sehr viel breiter als die intermediären waren, was ja beim Vergleich der beiden Sträucher sogleich auffällt. Das letztgenannte



Fig. 24. Drei Individuen verschiedener Höhe und Blattgrösse aus  $F_2$  von *viminalis*  $\times$  *caprea*.

Individuum war auch architektonisch sehr abweichend und stimmte mit dem oben erwähnten und in Fig. 13 abgebildeten Individuum in dieser Hinsicht fast ganz überein (hatte *repens*-artigen Wuchs). Der linke Strauch (Nr. 532) wich in bezug auf die Blätter in mehreren Eigenschaften von dem intermediären Typus ab. Die Blätter hatten fast die intermediäre Breite, waren aber länger und waren nicht horizontal oder aufwärts gerichtet, wie es bei den Geschwisterindividuen der Fall war,

sondern sehr auffallend herabhängend, weil der Blattstiel und der untere Teil des Blattes gekrümmt waren. Auch in mehreren anderen Eigenschaften wichen die Blätter von dem intermediären Typus ab, wie unten ausführlicher behandelt werden soll (vgl. S. 48 und Fig. 25).

Einen in bezug auf die Blattform sehr abweichenden Strauch und übrigens einen der interessantesten Sträucher der  $F_2$  von *viminalis*  $\times$  *caprea* zeigt Fig. 27 (Nr. 597). Er wird unten ausführlich beschrieben. Hier mag nur auf die schon

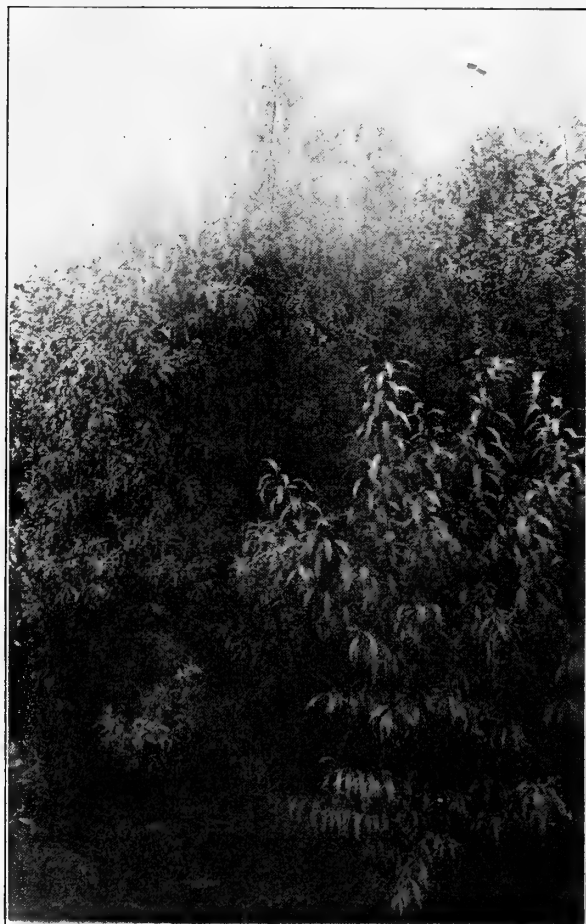


Fig. 25. Zwei Sträucher verschiedener Blattgrösse aus  $F_2$  von *viminalis*  $\times$  *caprea*.

von der Basis aus reiche Verzweigung, die dichte Belaubung und die kurzen, breiten Blätter gezeigt werden. Links ragen zwei Zweige von einem nebenstehenden Strauch hervor, der Blätter von intermediärer Form hat (nur sind sie etwas zu gross, weil sie dem Photographieapparat näher waren), die also eine direkte Beurteilung der grossen Abweichung der Blattform des erwähnten Strauches vom intermediären Typus gestatten.

Oben habe ich mehr auffällige, schon bei habitueller Betrachtung scharf hervortretende Differenzen demonstriert. Aber nicht nur intermediäre und scharf abweichende Individuen traten in  $F_2$  hervor, sondern auch Formen, die in bezug auf die Blattform und Blattgrösse Gradationen zwischen den Eltern bezeichneten. Um aber auch diese kleineren Differenzen hervorheben zu können, und um die mehr detailierte Blattform einiger der schon erwähnten Sträucher illustrieren zu können, gebe ich im Folgenden einige Bilder von getrocknetem Ma-

terial wichtiger Sträucher. Sämtliche Figuren dieser Art sind genau nach derselben Skala aufgenommen ( $1/2$  nat. Grösse).

Die Fig. 28 und 29 zeigen noch einmal die Blätter der Sträucher Nr. 528 und 620, also die Extreme in bezug auf die Blattgrösse. Die Differenz ist wohl hier noch mehr schlagend als in Fig. 22 und 23.

Die Blätter von Nr. 528 sind fast doppelt so gross als gewöhnliche *caprea*-Blätter wie ein Vergleich mit Fig. 19 zeigt, was darauf beruht, dass sie die extreme Länge der Blätter von *viminalis* mit der extremen Breite von *caprea* kombinieren. Die Blätter waren so riesengross, dass sie an die sogenannten Wasserblätter adventiver Sprosse umgehauener Weiden erinnerten, die durch ihre auffallende Grösse gekennzeichnet sind. Nr. 628 trug aber jedes Jahr an ihren Jahreszweigen Riesenblätter. Dass es sich hier um eine erbliche Grossblättrigkeit handelt, wird dadurch bestätigt, dass noch zwei Sträucher der  $F_2$  dieselbe Eigenschaft zeigten. Die Blätter eines dieser Sträucher (Nr. 600) sind in Fig. 31 abgebildet. Sie stehen hinsichtlich der Grösse kaum Nr. 528 nach, haben aber



Fig. 26. Drei Individuen verschiedener Blattform und Architektur aus  $F_2$  von *viminalis*  $\times$  *caprea*.

eine andere Form, indem sie die grösste Breite an der untersten Hälfte haben und von der Mitte allmählich zugespitzt sind, während 528 fast die Form der  $F_1$ -Blätter hat (vgl. Fig. 20). Auch waren die Individuen in der Hinsicht verschieden, dass 528 dünne, ganzrandige Blätter hatte, 600 derbe, am Rande unregelmässig wellig gesägte. In bezug auf die Blattcharaktere stand das dritte, grossblättrige Individuum Nr. 600 nahe.

Es traten also in  $F_2$  der Kreuzung *viminalis*  $\times$  *caprea* Individuen auf, die auffallend grössere Blätter als die Eltern und  $F_1$  hatten. Ihre Blattform war aber eine intermediäre. Sehr interessant ist deshalb, dass  $F_2$  auch einen Strauch zeigte, der Blätter von vollkommener *caprea*-Form hatte. Ausserdem waren

sie *caprea*-gross. Fig. 30 gibt die Blätter dieses Strauches (Nr. 527) wieder. Zwar sind sie etwas schmaler als die Blätter des in Fig. 19 abgebildeten *caprea*-Strauches, aber dieser Unterschied fällt weit innerhalb der Grenzen der Variabilität einer *caprea*-Population. Typische *caprea*-Charaktere sind die breiten Blätter und die abgerundete Spitze. *Viminalis*-Charaktere sind gar nicht mehr in diesen Blättern zu erkennen.

Zwischen  $F_1$  und *caprea* einerseits,  $F_1$  und *viminalis* andererseits wurden in  $F_2$  mehrere Individuen erhalten, die verschiedene Gradationsformen des intermediären Typus bezeichneten. So zeigt Fig. 32 eine Blattform, die sich in bezug auf die Breite *caprea* nähert; die Blätter sind aber so lang als die  $F_1$ -Blätter, scharf aber nicht



Fig. 27. Extravagantes Individuum aus  $F_2$  von *viminalis*  $\times$  *caprea*.

lang zugespitzt. Fig. 33 zeigt die Blätter eines anderen Individuums, das fast dieselbe Blattbreite hat, aber die Blätter sind länger als die der  $F_1$ , lang zugespitzt. Diese beiden Individuen sind in bezug auf die Blattbreite intermediär zwischen *caprea* und  $F_1$ , bezeichnen aber hinsichtlich der Länge verschiedene Gradationen.

Fig. 34 und 35 demonstrieren die Blätter zweier Sträucher, die wiederum schmalere Blätter als  $F_1$  haben, also Gradationen zwischen  $F_1$  und *viminalis* sind. Die Blätter der Fig. 34 sind nur wenig schmaler, aber bedeutend länger als die der  $F_1$ . Sie gehören dem oben genannten Individuum 532 an, das auch in Fig. 25 und 26 links, abgebildet ist, wo es durch seine hängenden Blätter auffällt. Die Blätter wichen auch dadurch ab, dass sie sehr dünn und licht grün waren, am Rande von langen, seichten Zähnen regelmässig gesägt, was sehr gut in Fig. 34 zu sehen



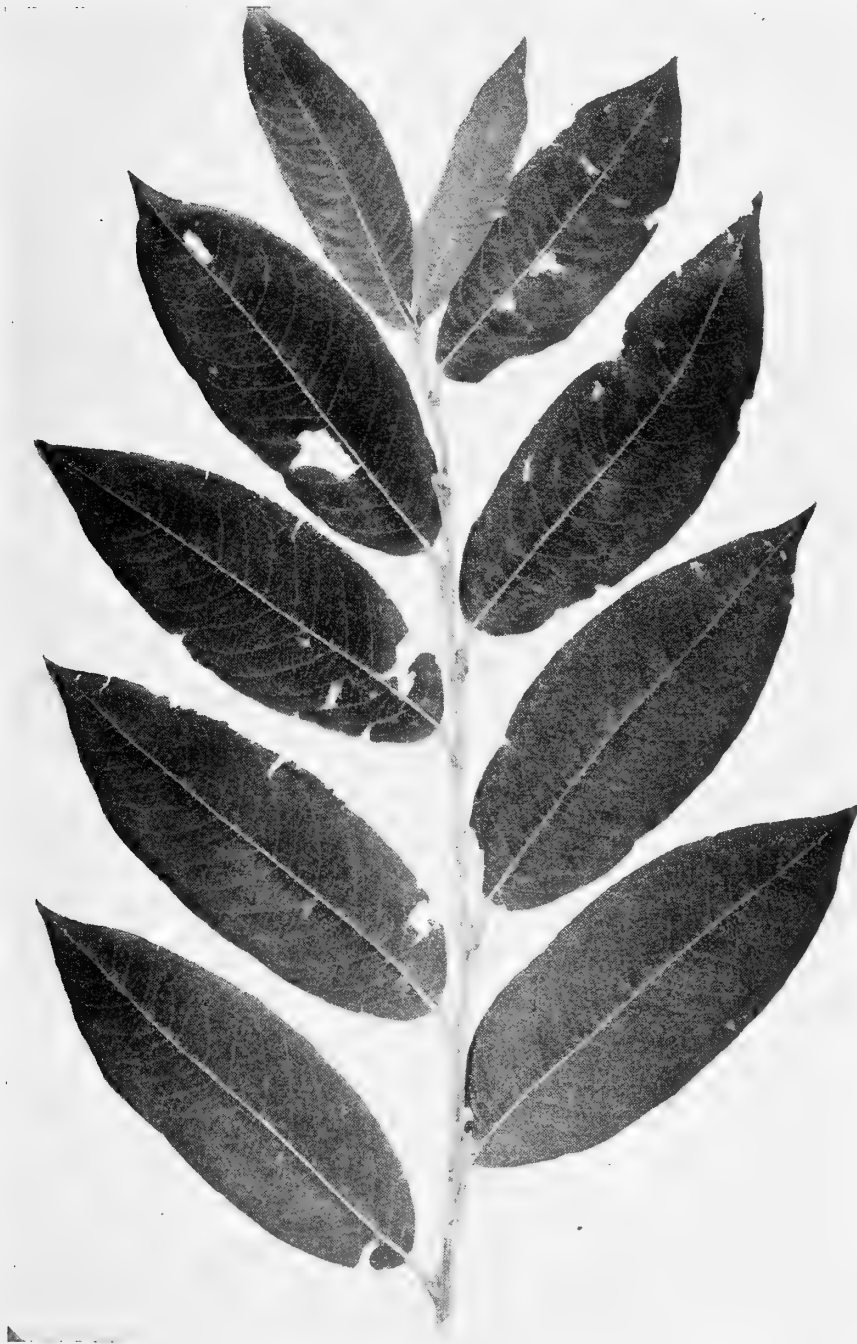


Fig. 28. Blätter eines  $F_2$  Individuums aus *viminalis*  $\times$  *caprea*. Sie haben die Länge der *viminalis*-Blätter und die Breite der *caprea*-Blätter, weshalb sie riesengross werden. Vgl. Fig. 22 (rechts), wo der ganze Strauch abgebildet ist.



Fig. 29. Blätter eines  $F_2$ -Individuums aus *viminalis*  $\times$  *caprea*, die fast so schmal wie *viminalis*-Blätter sind, aber nur halb so lang, also sehr klein. Vgl. Fig. 23, rechts, wo der ganze Strauch abgebildet ist.



Fig. 30.  $F_2$ -Individuum aus *viminalis*  $\times$  *caprea*, das ganz *caprea*-ähnliche Blätter hat.



ist. — Die Blätter der Fig. 35, die dem auch oben in Fig. 12 abgebildeten Ind. 607 angehören, das hängende Zweige hatte, waren bedeutend schmäler als die der



Fig. 31. Riesengrosse Blätter eines  $F_2$ -Individuums aus *viminalis*  $\times$  *caprea*.

$F_1$  und ungefähr so lang als diese. Übrigens waren sie durch die lange Spitze und den fein aber etwas unregelmässig gesägten Rand ausgezeichnet. In bezug auf

die Farbe waren sie in der Weise eigentümlich, dass das sonst dunkelgrüne Blatt um den Mittelnerv eine lichtgrüne Marmorierung hatte.



Fig. 32. *F<sub>2</sub>*-Individuum aus *viminalis* × *caprea* mit kurzen, breiten Blättern.

Von den intermediären Typen verdient noch Nr. 581 (Fig. 36) eine besondere Besprechung. Die Blätter sind etwas länger und grösser als die intermediären. Interessant war aber ihre Form und Farbe. Sie hatten die grösste Breite oberhalb

der Mitte, was weder *caprea* noch *viminalis* haben, wohl aber *cinerea*. Während *viminalis*  $\times$  *caprea* am Grunde breite, abgerundete Blätter hat, waren sie bei Nr.



Fig. 33.  $F_2$ -Individuum aus *viminalis*  $\times$  *caprea* mit langen, breiten Blättern.

581 von der Mitte ab allmählich nach dem Stiel verschmälert, was auch auf *cinerea* zeigt. Noch ein dritter Charakter erinnerte sehr an *cinerea*, nämlich die Blattfarbe.

Die Blätter waren oberseits graugrün, glanzlos, während *viminalis* × *caprea* wie *caprea* lebhaft grüne, oberseits glänzende Blätter hat. Wer diesen Strauch



Fig. 34.  $F_2$ -Individuum aus *viminalis* × *caprea* mit langen, schmalen Blättern.

wildwachsend gefunden hätte, würde gewiss nicht daran gezweifelt haben, dass er dem Bastard *viminalis* × *cinerea* angehörte.

Ebenso wie die  $F_2$  von *viminialis*  $\times$  *caprea*, wie oben dargetan, Individuen aufzeigte, die grössere Blätter als  $F_1$  und die Eltern hatten, so brachte sie auch Individuen hervor, die kleinere Blätter als  $F_1$  oder das kleinblättrigste Elter *viminialis* hatten. Mehrere dieser Individuen wichen auch in bezug auf die Blattform von den Eltern und  $F_1$  stark ab, so dass man sie, systematisch gesehen, an ganz andere Bastardverbindungen als *viminialis*  $\times$  *caprea* geführt haben sollte.

Noch fast so grosse Blätter wie  $F_1$  hat Nr. 531 (Fig. 37), die auch oben abgebildet worden ist (Fig. 26, in der Mitte). Der Strauch hatte *repens*-artigen Wuchs. Auch die Blattform ist eigentümlich, und die Blätter scheinen auf den ersten Blick *repens*-Form zu verraten, weil sie breit sind und eine abgestumpfte Spitze, oberseits scharf hervortretende Nerven und eine graue Behaarung haben, Charaktere, die *repens* gewöhnlich auszeichnen. Wer diesen Strauch in der Natur gefunden hätte, würde ihn ganz gewiss als einen *repens*-Bastard aufgefasst haben, speziell weil auch sein Wuchs an *repens* erinnert.

Eine für diese Kreuzung eigentümliche Blattform zeigt das ziemlich kleinblättrige Individuum 541 (Fig. 38). Die Blätter sind nämlich dicht oberhalb der Basis am breitesten und gehen dann allmählich in eine lange, aber nicht scharfe Spitze über. Dies ist eigentümlich, weil die *caprea*-Blätter ihre grösste Breite an der Mitte haben und *viminialis* fast in ihrer ganzen Länge gleichbreite Blätter hat. Auf die Erklärung dieses Blatttypus komme ich unten weiter zurück.

Sehr abweichend sowohl in bezug auf die Blattform als auf mehrere sonstige Eigenschaften war das oben erwähnte Ind. 597. Dieser Strauch, dessen Blätter in Fig. 39, dessen Habitusbild in Fig. 27 abgebildet sind, würde absolut nicht auch



Fig. 35.  $F_2$ -Individuum aus *viminialis*  $\times$  *caprea* mit kurzen, schmalen Blättern.

annähernd richtig bestimmt worden sein, falls er wildwachsend angetroffen worden wäre. Er geht fast vollkommen ausserhalb der Grenzen der Arten. Jedenfalls ist *vimi-*



Fig. 36. Blätter eines  $F_2$ -Individuums aus *viminalis*  $\times$  *caprea*, die an *cinerea*  $\times$  *viminalis* erinnern. *nalis* gar nicht mehr morphologisch in diesem Strauche erkennbar; *caprea* kann man wohl vermuten, aber ausgeprägte *caprea*-Eigenschaften hat er nicht. Dergleichen



Fig. 37. Schmale *caprea*-Blätter eines  $F_2$ -Individuums aus *viminialis*  $\times$  *caprea*. Vgl. Fig. 26, wo der ganze Strauch abgebildet ist (in der Mitte).

Fig. 38.  $F_2$ -Individuum aus *viminialis*  $\times$  *caprea* mit eigenartiger Blattform. Die Blätter sind unterhalb der Mitte am breitesten.

Nachkommen einer Kreuzung, an denen man nicht mehr die Eltern erkennen kann, nenne ich im Folgenden extravagante Typen. Auch in anderen Kreuzungen sind nämlich dergleichen Typen aufgetreten.



Fig. 39.  $F_2$ -Individuum aus *viminialis*  $\times$  *caprea* mit einer Blattform, die von beiden Eltern abweicht und an *aurita* erinnert. Der Strauch war in mehreren Hinsichten extravagant (vgl. Fig. 27).



Fig. 40.  $F_2$ -Individuum aus *viminialis*  $\times$  *caprea* mit Blättern, die stark an *aurita*  $\times$  *viminialis* erinnern (vgl. Fig. 41).





Fig. 41.  $F_1$  des Bastards *aurita*  $\times$  *viminalis*.



Fig. 42.  $F_2$ -Individuum aus *caprea*  $\times$  *viminalis* mit Blättern, die auffallend an *aurita*  $\times$  *viminalis* erinnern (vgl. Fig. 41).

Schon architektonisch wich der Strauch, wie oben dargetan, durch die schon von der Basis aus sehr reiche Verzweigung ab. Die Stämme waren ganz aufrecht, kaum mittelhoch; die Jahreszweige waren braun gefärbt, kahl. Die Blätter fielen

sogleich durch ihren oberseits starken Glanz auf; sie waren wie gefirnisst. Ihre Farbe war oberseits satt grün, unterseits blaugrün, gegen die Spitze oft fast rein grün (schwach evanescierend). Sie waren ungefähr von *aurita*-Grösse, aber länger als *aurita*-Blätter, verkehrt eiförmig, also mit der grössten Breite oberhalb der Mitte, kurz zugespitzt. Am Rande waren sie gesägt, unterwärts von langen Zähnen, gegen die Spitze aber feingesägt. Die oberen, jüngeren Blätter der Jahreszweige waren sowohl ober- als unterseits ziemlich stark behaart, fast filzig von recht langen *repens*- oder *nigricans*-ähnlichen Haaren, die jedoch nicht so streng vorwärts gerichtet waren wie bei diesen Arten. Die älteren Blätter waren fast ganz kahl oder hatten nur vereinzelte Haare. Die jüngeren Blätter zeigten beim Trocknen eine Tendenz schwarz zu werden, jedoch lange nicht so ausgeprägt wie bei *nigricans*.

Versucht man nun, den Ursprung des Strauches aus seinen morphologischen Charakteren herzuleiten, so würde man am nächsten drei Eltern postulieren: *nigricans*, *aurita* und *repens*. Die Farbe und der Glanz, die Säugung, die spätere Kahlheit und die Tendenz zum Schwarzwerden der Blätter sind alle Charaktere, die für *nigricans* charakteristisch sind; die Form der Blätter und teilweise die Richtung der Haare erinnern an *aurita*; die oberseits reiche Behaarung und die Form der Haare deuten an *repens*, welche Art auch die hauptsächlichliche Richtung der Haare bestimmt. Es gibt keinen einzigen Charakter, der den Gedanken an *viminalis* führt. Auch *caprea* würde man nicht in erster Hand als Stammart annehmen. Wohl waren die Zweige braun, aber dies kann ebensogut von *nigricans* herkommen, ebenso wie der Glanz und die satt grüne Farbe der Blätter. Die schwache Tendenz zu allseitiger Richtung der Haare kann ebensogut aus *aurita* als aus *caprea* ihren Ursprung haben, speziell da die Blattform auf *aurita* hinweist. — So überlegt der Systematiker. Aber jedenfalls ist der Strauch eine Derivante der Kreuzung *viminalis*  $\times$  *caprea*, und keine der morphologisch hervortretenden Arten geht in ihm ein. Das ist ja für die Bestimmungskunst traurig, aber wahr.

In diesem Zusammenhang werde ich noch vier Individuen der  $F_2$  von *viminalis*  $\times$  *caprea* erwähnen, die ohne Zweifel fehlbestimmt werden sollten, falls sie in der Natur angetroffen worden wären. Sie haben die Nummern 549, 570, 605 und 644. Die beiden ersteren sind in Fig. 40 und 42 abgebildet. Charakteristisch für diese Individuen sind die kleinen Blätter, die Miniaturblätter der  $F_1$  sind. Aber gerade diesen Blatttypus hat der Bastard *aurita*  $\times$  *viminalis*. Wie nahe sie sowohl in bezug auf die Grösse als die Form den Blättern dieses Bastards kommen, zeigt ein Vergleich mit Fig. 41, wo ein Zweig von dem artifiziellen Bastard *aurita*  $\times$  *viminalis* abgebildet worden ist. Nr. 549 (Fig. 40) war, systematisch gesehen, ein noch schönerer und mehr typischer Bastard mit *aurita* als der wirkliche Bastard, weil die Blätter eine mehr ausgesprochene Tendenz zur grössten Breite oberhalb der Mitte und ein stärker hervortretendes Nervennetz hatten als der wirkliche Bastard *aurita*  $\times$  *viminalis*. Auch waren sie am Rande unregelmässig gezähnelte, und die Spitze war gedreht, beide gute *aurita*-Charaktere, die aber bei dem wirk-

lichen Bastard nicht ausgeprägt waren. Aus der Kreuzung *viminialis*  $\times$  *caprea* gehen also Individuen hervor, die besser dem gedachten intermediären Typus *aurita*  $\times$  *viminialis* entsprechen als der artifizielle Bastard zwischen diesen Arten. Das kann ja paradoxal lauten. Die Ursache ist natürlich, dass man vermutet, dass die erwähnten Charaktere von *aurita* in  $F_1$  hervortreten sollen, während sie fast ganz rezessiv zu den *viminialis*-Charakteren zu sein scheinen. — Auch Nr. 570 hatte stärkeres Nervennetz als *aurita*  $\times$  *viminialis*. Nr. 644 hatte Blätter, die am Rande unregelmässig gekerbt waren, was auch für *aurita* sehr charakteristisch ist.

Von den kleinblättrigen Individuen ist noch die Blattform des aller kleinblättrigsten, das in Fig. 23 und 29 abgebildet ist, zu besprechen. Die Blätter dieses Strauches sind nicht viel breiter als *viminialis*-Blätter und ausserdem sehr kurz, kürzer als die von *caprea*. Auch ihre Form ist sehr eigentümlich, indem sie am Grunde breit sind, sich aber an der Mitte scharf verjüngen, so dass sie fast flaschenförmig werden. Der Strauch würde wohl eher für einen Bastard *viminialis*  $\times$  *repens* als *caprea*  $\times$  *viminialis* gehalten worden, falls man seinen Ursprung nicht kannte. Denn in der Blattform ist ja *caprea* gar nicht mehr erkennbar.

Blätter, die so schmal wie *viminialis*-Blätter sind, hat der in Fig. 43 abgebildete Zweig, der dem Ind. 566 gehörte. Sie sind aber keine primären Jahresblätter, sondern der Zweig ist ein remontierter, die Blätter also sekundäre Jahresblätter. Die primären waren nur wenig kleiner als die  $F_1$ -Blätter. Da aber die sekundären, schmalen Blätter gegenüber den primären in grosser Überzahl waren und auch diese verbargen, bildeten sie vollkommen den Phaenotypus des Strauches, so dass er sehr schmalblättrig erschien.

In bezug auf die Blattfarbe unterscheiden sich die Arten *caprea* und *viminialis* in der Hinsicht, dass *caprea* reingrüne Blätter hat, *viminialis* trübgrüne.  $F_1$  hatte am nächsten die Blattfarbe von *viminialis*. In  $F_2$  war eine reiche Nuancierung in bezug auf diese Eigenschaft zu sehen. Es traten auch Individuen auf, die dunklere Blätter als *viminialis* oder hellere als *caprea* hatten, die also ausserhalb der Grenzen der Variabilität der Stammarten gingen. Oben ist Ind. 532 erwähnt worden, das sehr licht grüne, fast gelbgrüne Blätter hatte, auffallend lichter als *caprea*-Blätter. Auch ein anderes Individuum, 624, hatte dieselbe Farbe. Sehr lichtgrüne Blätter hatte auch Ind. 593, die aber jedoch rein grün, nicht gelblich grün waren. Die entgegengesetzten Extreme bildeten Ind. 525 und 530, die sehr dunkle, oberseits bläulich schwarzgrüne Blätter hatten, die von dunkelster *cinerea*-Farbe waren, so dass man zufolge dieses Charakters geneigt sein sollte, die Sträucher als *viminialis*  $\times$  *cinerea* zu bestimmen. Ind. 525 hatte auch am Rande unregelmässig gekerbte oder gesägte Blätter, gleich also ebenfalls bezüglich dieses Charakters *cinerea*. Ind. 530 hatte dicht graubehaarte Zweige, ganz wie *cinerea*. Ein Salicolog hätte deshalb ganz gewiss dieses Individuum für *viminialis*  $\times$  *cinerea* gehalten.

Zwei Individuen zeigten ganz extravagante Blattfarben. Ind. 607 ist schon oben erwähnt worden, das um den Mittelnerv eine sehr lichtgrüne Marmorierung (chlorina-Farbe) an dem sonst dunkelgrünen Blatt zeigte. — Ind. 501 hatte an den unteren, kleineren Blättern der Jahreszweige eine sehr eigentümliche und auffallende

Farbe. Schon Ende Juli fingen nämlich die Blätter an, partiell gelbpanasciert zu werden, wie es Fig. 44 veranschaulicht. Der Strauch erhielt hierdurch ein eigentümliches Aussehen von partieller Herbstverfärbung mitten im Sommer.

In bezug auf den Glanz der Oberseite der Blätter traten Varianten auf, die ebenso wie gewisse Varianten hinsichtlich der Blattfarbe über die Grenzen der Variabilität der Eltern transgredierte. Beide Stammarten haben glänzende Blätter, *caprea* ziemlich stark, *viminalis* schwächer. Die Extreme in bezug auf diese Eigenschaft sind schon oben erwähnt. Ind. 597 hatte sehr stark glänzende Blätter, die fast wie gefirnisst wirkten, Ind. 581 trübe, ganz glanzlose Blätter.

Die Behaarung der Blätter der Elternarten ist sehr verschieden. *Viminalis* hat die Blätter unterseits dicht filzig behaart von kurzen, seidig glänzenden, vorwärts gerichteten Haaren. Die Blätter von *caprea* sind unterseits locker filzig von krausen, allseitig gerichteten Haaren.  $F_1$  hat unterseits filzhaarige Blätter. Der Filz ist locker, und die Haare sind von intermediärer Form. Sie haben eine gewisse Tendenz, sich vorwärts zu legen, haben aber nicht regelmässig diese Richtung.

Sämtliche  $F_2$ -Individuen waren unterseits behaart, aber sowohl in bezug auf die Art als den Grad der Behaarung waren sie variabel. Einige Individuen waren ziemlich spärlich behaart, andere dicht filzig, einige mehr von dem Haartypus der *viminalis*, andere mehr *caprea*-behaart. Reine Elternbehaarung zeigte nur Ind. 527, das auch sonst ganz *caprea*-ähnlich war.

Die Behaarung der Oberseite der Blätter ist bei beiden Eltern ziemlich spärlich. Unter den  $F_2$ -Individuen hatten aber einige oberseits stark behaarte Blätter, so dass sie grau erschienen. Die

Fig. 43. Sehr kleine und schmale Blätter eines  $F_2$ -Individuums aus *viminalis*  $\times$  *caprea*. Sie repräsentieren nicht die normalen Jahres-Blätter, sondern gehören »remontierten« Sprossen an.

Eigenschaft der Eltern war also bei diesen Individuen verstärkt.



Der Rand der Blätter zeigt bei den Stammarten auffällige Differenzen. Die *viminialis*-Blätter sind ganzrandig oder undeutlich ausgeschweift, zurückgerollt, die von *caprea* unregelmässig gekerbt, flach.  $F_1$  hatte flache, fast ganzrandige Blätter. Unter den  $F_2$ -Individuen hatte nur ein einziges, nämlich das oben besprochene *aurita*  $\times$  *viminialis*-ähnliche Ind. 549, zurückgerollten Rand. In bezug auf die Einkerbung des Randes war die Variabilität sehr gross. Sträucher mit unregelmässig oder bogig gekerbten oder mit regelmässig gesägten, lang- oder kurz-zähnigen Blättern kamen neben ganzrandigen vor.

Nachdem ich oben eine illustrierende Übersicht der phänotypischen Variabilität der  $F_2$  der Kreuzung *viminialis*  $\times$  *caprea* gegeben habe, werde ich im Folgenden auf die Frage der vererbungstheoretischen Erklärung, die sich aus ihr ergibt, eingehen. Gleichzeitig werde ich in diesem Zusammenhang einige Eigenschaften der Ähren und Blüten, sowie einige anatomische und physiologische Erscheinungen, die für die Frage der Ursache der Variabilität wichtig sind, behandeln.



Fig. 44. Sommerpansciertes Blatt eines Individuums aus *viminialis*  $\times$  *caprea*.

## B. Zusammenfassende Darstellung und faktorielle Erklärung der Variabilität.

Schon nach der oben gegebenen Übersicht der Variabilität  $F_2$ , die ja auffallend reich ist, kann wohl kaum jemand der Ansicht von WICHURA beitreten, dass der Bastard *viminialis*  $\times$  *caprea* konstant ist. Mit Konstanz meinte wohl auch WICHURA, wie sämtliche ältere Bastardforscher, kaum etwas anderes, als dass die Bastardnachkommen durchschnittlich dem primären Bastard ähnlich waren. Das Generalisieren, die Beurteilung nach Durchschnittstypen, die floristische Betrachtungsweise von LINNÉ, war noch die wissenschaftliche Gedankensphäre der Zeit. Waren also die Mehrzahl der  $F_2$ -Individuen der  $F_1$  ähnlich, so meinte man, dass es bewiesen sei, dass der Bastard auch, wie es WICHURA ausdrückt, »die Fähigkeit hatte, sich in seiner Eigentümlichkeit fortzupflanzen«.

Berücksichtigt man nun den auffallendsten Charakter der  $F_2$  von *viminialis*  $\times$  *caprea*, nämlich die Blattform, unter den oben angegebenen Gesichtspunkten, so findet man, dass die Mehrzahl der Individuen dem primären Bastard gleich oder ähnlich sind. Von den 157 Individuen waren 150 in bezug auf die Blattform bestimmbar; der Rest war durch Überwachsen der nebenstehenden Sträucher oder durch sonstige Beschädigungen nicht vergleichbar. Von diesen 150 Sträuchern hatten 71 eine Blattform, die  $F_1$  nahe kam, nur unbedeutende Schwankungen in bezug auf Breite oder Länge zeigte; noch 34 hatten Blätter, die wohl deutlich breiter oder schmaler als die der  $F_1$  waren, jedoch nicht besonders auffallend. Also hatten 70 % der Individuen einen Blatttypus, der von dem der  $F_1$  nicht gar zu

viel abwich. Die Variabilität dieser Individuen war nicht grösser als die der Stammarten. Man konnte sie also so erklären, dass der Bastard die Eigenschaft der Stammarten, variieren zu können, ererbt habe, was tatsächlich auch WICHURA macht, da er von variablen Merkmalen der Eltern spricht, in bezug auf welche auch der Bastard variabel ist. Er sagt (WICHURA S. 52): »Da die veränderlichen Merkmale der Spezies ihre Eigenschaft als solche in den Zeugungsproducten beibehalten, so ist für die Varietätenbildung der Bastarde, welche die veränderlichen Merkmale zweier Spezies in sich begreifen, des Gesetzes der Mittelbildung ungeachtet, ein weiter Spielraum gelassen.« Mit dieser modifizierten Forderung der Konstanz eines Bastardes wurde wohl das Aussehen der Mehrzahl (70 %) der  $F_2$  verständlich, nicht aber des Restes der Individuen, die in bezug auf die Blattform zwischen  $F_1$  und den Eltern intermediär waren, sich den Eltern noch mehr näherten oder eigenartige Blatttypen bildeten.

WICHURA bespricht zwei Typen, die nach GÄRTNER unter den Bastardnachkommen auftreten sollen, nämlich »gemengte Typen«, die in manchen Teilen mehr die eine und in manchen mehr die andere Art repräsentieren, und »Ausnahmstypen«, die eine von den normalen Bastardpflanzen ganz abweichende Form und Bildung haben, indem sie dem einen der beiden Eltern stark genähert sind. Von der ersten Kategorie abweichender Typen sagt WICHURA, dass er sich vergebens danach umgesehen habe, und die Existenz der letzteren überhaupt bezweifelt er stark. Er meint, dass die Ausnahmstypen aus ungewollten Störungen des Experiments zu erklären sein können.

Von den oben erwähnten 150 Individuen sind aber 30 % in die Kategorien der gemengten Typen oder Ausnahmstypen zu rechnen, einige in eine noch mehr abweichende Typenkategorie, nämlich die der extravaganten Typen — wie ich sie oben genannt habe — die von einem oder beiden Stammeltern so stark abweichen, dass man ihren Ursprung nach morphologisch-systematischer Beurteilung aus ganz anderen Arten ableiten sollte. Bisher habe ich jedoch nur die auffallendste habituelle Eigenschaft der Bastardnachkommen, nämlich die Blattform, besprochen. Berücksichtigen wir auch sonstige Eigenschaften der Blätter und die der Zweige und Ähren, wird der Prozentsatz der abweichenden, nicht mehr  $F_1$ -ähnlichen Typen viel höher. WICHURAS Behauptung, dass die  $F_2$  der Bastard *viminalis*  $\times$  *caprea* (sowie die reziproke Kreuzung *caprea*  $\times$  *viminalis*) »ganz conform« war (WICHURA, S. 52), ist wohl nur so erklärlich, dass er relativ wenige  $F_2$ -Individuen aufgezogen hat, so dass die mehr abweichenden Individuen zu selten geworden sind, um seine Aufmerksamkeit zu erwecken. Zwar nennt er diesen Bastard unter den vier binären Bastarden, die er »in mehreren Exemplaren« gezogen hat. Da er aber hier wie sonst nicht die Anzahl angibt, braucht sie nicht gross gewesen zu sein. Darauf deutet auch, dass er nur »mehrere« nicht »viele« Exemplare sagt.

Dass also WICHURAS Beobachtung, dass der Bastard *viminalis*  $\times$  *caprea* in  $F_2$  konstant und intermediär ist, nicht richtig ist, ist offenbar. Auch reicht sein Erklärungsversuch, mit dem er die Variabilität

gewisser Bastarde verständlich machen will, nämlich dass sie das Vermögen des Variierens der beiden Eltern ererbt haben, nicht aus, um die grosse Pleiotypie der  $F_2$  zu erklären.

Seitdem nach dem Wiederentdecken der für die Probleme der Vererbung und Variabilität so unüberschätzlichen Versuche von MENDEL die Spaltung und Neukombination der sogenannten Varietätsmerkmale für eine grosse Anzahl von Pflanzen- und Tierarten während der ersten Dekade der Mendelforschung verifiziert worden war, wurde auch die Frage aufgeworfen, ob vielleicht nicht auch die Artmerkmale, gerade wie die Varietätsmerkmale, Spaltung und Neukombination zeigten. DE VRIES war 1903<sup>1</sup> für eine prinzipielle Verschiedenheit der Art- und Varietäts-eigenschaften eingetreten, indem er behauptete, dass nur die Varietätsmerkmale mendelten, die Artmerkmale dagegen konstant intermediäre Vererbung zeigten. Das Verhalten eines Merkmales bei Bastardierung war gerade ein Indikator für seine Natur. Denn er gibt sogar zu, dass bei der Kreuzung zweier Arten gewisse Merkmale mendeln können, während andere intermediär und konstant vererben. Die ersteren sind dann nur Varietätsmerkmale, die letzteren Artmerkmale. Diese Auffassung erinnert sehr an die oben besprochene Ansicht von WICHURA von variablen Merkmalen der Arten, die auch bei den Bastarden variabel waren, während die konstanten Merkmale der Arten auch bei den Bastarden in ihrer intermediären Form konstant waren. Unter seinem Beweismaterial der Konstanz der Arten führt DE VRIES auch die vier  $F_2$ -Nachkommenschaften von WICHURA (l. c. S. 72) und einige wildwachsende Bastardrassen von *Salix*-Arten, die KERNER erwähnt hat (l. c. S. 501), unter mehreren anderen Bastarden an.

BATESON trat 1907<sup>2</sup> für die Auffassung ein, dass es gewiss keine prinzipielle Verschiedenheit zwischen Art- und Varietätsmerkmalen gibt. Diese Meinung ist später speziell von BAUR und LOTSY verteidigt worden, die auch mehrere Beiträge zu dem Feststellen der Spaltung von Arten der Gattungen *Antirrhinum* und *Petunia* geliefert haben. Auch für mehrere andere Artkreuzungen, die während der letzten Jahre vorgenommen sind, ist es bewiesen, dass  $F_2$  sehr vielförmig ausfällt, und dass gewisse Merkmale, besonders solche, die qualitativ und deshalb klassifizierbar sind, Mendelspaltung zeigen (*Rubus*-Arten, LIDFORSS 1905, 1907; *Mirabilis Jalapa*  $\times$  *longiflora*, CORRENS 1909; *Lappa officinalis*  $\times$  *tomentosa*, HERIBERT-NILSSON 1910; *Linum*-Arten, TINE TAMMES 1911; *Dianthus Armeria*  $\times$  *deltoides*, WICHLER 1913; *Triticum sativum*  $\times$  *Secale cereale*, JESENKO 1913; *Brassica napus*  $\times$  *rapa*, KAJANUS 1913; *Viola tricolor*  $\times$  *arvensis*, KRISTOFFERSON 1914; *Vitis*-Arten, RASMUSON 1916). Auch können mehrere Belege für die Spaltung der Artbastarde aus den Arbeiten der älteren Bastardforscher hervorgebracht werden.

Findet man aber nun, dass gewisse Eigenschaften in  $F_2$  eines Artbastards spalten, während andere annähernd intermediär vererben, so liegt ja die Ansicht

<sup>1</sup> DE VRIES, H., Die Mutationstheorie, Bd 2, 1903, S. 636 u. f.

<sup>2</sup> BATESON, W., The progress of genetics since the rediscovery of Mendels papers. — Progressus rei Bot. Bd 1, 1907, S. 368.

VON WICHURA und DE VRIES nahe, diese Verschiedenheit in der Natur der Eigenschaften zu suchen, also die spaltenden für Varietätsmerkmale, die nicht spaltenden für Artmerkmale zu halten. Nur ist es eigentümlich, dass gewisse Merkmale, die bei den Arten konstant sind und oft als essentielle Merkmale betrachtet werden, bei Kreuzung zweier Arten jedoch Mendelspaltung zeigen, also in Varietätsmerkmale übergehen.

Erst durch die auch in ihren Konsequenzen so überaus wichtige Entdeckung von NILSSON-EHLE<sup>1</sup> über polymere Faktoren, erhielt man auch eine plausible Erklärung des Unterschieds spaltender und scheinbar konstant intermediärer Eigenschaften. Es zeigte sich, dass der Unterschied zwischen Varietäts- und Artmerkmalen so erklärt werden konnte, dass die ersteren qualitativer Natur sind, deshalb auch klassifizierbar aufmendeln, während die Artmerkmale zusammengesetzt, von mehreren Faktoren verursacht sind, die aber morphologisch gesehen eine gleichsinnige Wirkung haben. Dergleichen Merkmale müssen aber, wie NILSSON-EHLE und später LANG<sup>2</sup> auseinandergesetzt haben, so aufmendeln, dass die Mehrzahl der  $F_2$ -Individuen einer Kreuzung zwischen zwei Biotypen, die sich durch polymere Eigenschaften unterscheiden, intermediäre Abstufungen repräsentieren, während die Formen, die den Eltern gleich oder ähnlich sind, selten werden und je seltener, desto höhere Polymerie dabei im Spiele ist. Es ist also kein prinzipieller Unterschied zwischen den sogenannten Varietäts- und Artmerkmalen vorhanden, genotypisch gesehen. Beide spalten nach der mendelschen Regel auf. Der Unterschied besteht nur in dem Grade der Komplikation des faktoriellen Aufbaues einer äusseren Eigenschaft und folglich auch in der morphologischen Manifestation der Spaltungsprodukte, die bei der Spaltung der Varietätsmerkmale klassifizierbar sind, bei der Spaltung der Artmerkmale kontinuierliche, nicht klassifizierbare Abstufungsreihen zwischen den Eltern bilden.

Ich habe bis jetzt die Bezeichnung Art- und Varietätsmerkmale benutzt. Wie unrichtig aber diese Bezeichnung ist, geht schon daraus hervor, dass NILSSON-EHLE den Beweis des Vorkommens polymerer Eigenschaften nicht an einem Artbastard, sondern an Linienbastarden des Weizens fand, also an, systematisch gesehen, ausgesprochenen Varietätsbastarden. Andererseits zeigen die als essentielle Artmerkmale angesehenen Eigenschaften bei Kreuzung oft einfache Mendelspaltung, also qualitative oder, wie man wohl gewöhnlich sagt, alternative Vererbung, nicht intermediäre. Wie kleine systematische Einheiten man noch für eine Kreuzung auswählt, können sie jedoch Eigenschaften aufzeigen, die sich intermediär vererben, und wie distinkte linnéische Arten noch gekreuzt werden, können jedoch Eigenschaften gefunden werden, die sich alternativ vererben. Es gibt also keinen Unter-

<sup>1</sup> NILSSON-EHLE, H., Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. — Lunds Universitets Årsskrift, N. F., Afd. 2, Bd 5, Nr 2, 1909.

<sup>2</sup> LANG, A., Die Erbliehkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. — Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-lehre, Bd 4, 1910, S. 1.



schied zwischen Art- und Varietätseigenschaften, nur zwischen morphologisch gesehen quantitativ oder alternativ aufspaltenden Eigenschaften. Sowohl die Arten als die Varietäten der Systematiker zeigen aber beide Arten von Eigenschaften auf, und genotypisch gesehen besteht zwischen den Eigenschaften gar kein Unterschied. Die intermediäre Vererbungsweise ist also nur phaenotypisch von der alternativen verschieden, nicht genotypisch.

Die Frage ist nun zu beantworten, ob die in  $F_2$  der Kreuzung *S. viminalis*  $\times$  *caprea* beobachteten Variabilitätserscheinungen durch alternative oder quantitative Mendelspaltung erklärbar sind.

Alternative Vererbung zeigte nur eine einzige Eigenschaft, nämlich die Narbenlänge. Die Narben von *viminalis* sind lang, abstehend, fadenförmig, die von *caprea* kurz, aufrecht, oft gespalten.  $F_1$  hatte lange, abstehende Narben. Zwar war die Länge etwas variabel, *viminalis* jedoch bei sämtlichen Individuen stark prävalierend.

Von den blühenden  $F_2$ -Individuen waren 34 ♀. Sie liessen sich leicht in eine Gruppe mit kurzen, aufrechten *caprea*-ähnlichen Narben und in eine Gruppe mit langen, abstehenden, *viminalis*-ähnlichen Narben klassifizieren. Das Zahlenverhältnis der beiden Gruppen war 17:17. Da man bei monohybrider Spaltung das Verhältnis 3:1 erwarten sollte, stimmt ja die Spaltungszahl gar nicht mit einer dergleichen Annahme überein. Sie ist ja gerade das Verhältnis 1:1, das man bei einer Rückkreuzung zwischen einer Monohybride und dem rezessiven Elter zu erwarten hat. Ob nun dieses Verhältnis auf einer Komplikation der Spaltung beruht (vgl. S. 107) oder vielleicht nur als das Resultat selektiver Wirkung anzusehen ist, weil vielleicht die Gruppe mit *caprea*-Narben resistenter gegen *Melampsora* gewesen ist und deshalb weniger beschädigt worden ist (vgl. oben S. 35), also auch im grösseren Prozentsatz geblüht haben kann als die Gruppe mit *viminalis*-Narben, werde ich hier nicht näher diskutieren. Wichtig ist indessen, dass Individuen mit ganz *caprea*-ähnlichen Narben abgespalten werden, die eine distinkte Klasse bilden, die nicht mit den Individuen, die *viminalis*-ähnliche Narben haben, transgredieren. Dies ist besonders hervorzuheben, weil der Unterschied der Narbenlänge der beiden Arten ja nur ein quantitativer ist, weshalb man auch quantitative Spaltung erwarten sollte. Bemerkenswert ist auch, dass sämtliche Individuen, die kurze Narben hatten, auch fast aufrechte Narben wie *caprea* zeigten, während alle, die lange Narben hatten, auch abstehende Narben wie *viminalis* zeigten. Länge und Richtung der Narben, also zwei verschiedene Merkmale der Narben, spalten nicht in  $F_2$  unabhängig, werden deshalb gewiss von ein und demselben Erblichkeitsfaktor dirigiert. Fast sämtliche Individuen mit kurzen Narben hatten auch gespaltene Narben, während die überwiegende Mehrzahl von denen mit langen Narben nicht gespaltene, fadenförmige Narben hatten.

Sämtliche übrige Charaktere, sowohl vegetative als florale, zeigten quantitative, graduelle Variationsserien auf. Es ist deshalb sehr wahrscheinlich, dass polymere Faktoren in der Spaltung dieser Charaktere beteiligt sind.

Wie oben erwähnt ist der auffallendste Charakter, der die Arten *viminialis* und *caprea* unterscheidet, die Blattform. Sie bildet wohl eine der grössten Differenzen, die man überhaupt zwischen zwei linnéischen Arten finden kann (vgl. Fig. 19 und 21. S. 42). Das habituelle Aussehen wird den Arten vollkommen durch die Blattform aufgeprägt. Die Blattform ist also ein ausgeprägter Artcharakter im Sinne der Systematiker und DE VRIES'. Sie zeigt auch intermediäre Vererbung, indem  $F_1$  und die Mehrzahl der  $F_2$ -Individuen ein intermediäres oder annähernd intermediäres Aussehen haben. Kann man also für diesen Artcharakter zeigen, dass eine Spaltung stattfindet, die auf eine mendelsche Rekombination eines faktoriellen Systems zurückzuführen ist, so kann wohl nicht mehr die Tatsache bezweifelt werden, dass auch die fundamentalsten Artcharaktere mendeln.

Man nimmt wohl gewöhnlich an, dass die habituellen Artcharaktere faktoriell sehr kompliziert aufgebaut sind. Dass dies für die Blattform der betreffenden Arten nicht zutrifft, wurde aus der Spaltung der  $F_2$  sogleich klar. In dem Wiederauftreten der Elternformen hat man nämlich einen zuverlässigen Indikator der faktoriellen Komplikation einer Artdifferenz. Unter 150 Individuen der  $F_2$  trat ein Individuum auf, das in bezug auf die Blattform eine vollkommene Übereinstimmung mit *caprea* zeigte (vgl. Fig. 30. S. 50). Da die reinen Eltern nur einmal auf die Gesamtzahl der möglichen Kombinationen eines mendelnden Systems auftreten können, muss nach der bekannten Mendelformel 4<sup>a</sup> *caprea* mit der Annahme dreier Differenzen zwischen den gekreuzten Eltern einmal auf 64 Individuen auftreten, mit der Annahme von vier Differenzen einmal auf 256 Individuen. Schon aus der Tatsache, dass *caprea* auf 157 Individuen einmal auftritt, kann man also vorläufig schliessen, dass in  $F_2$  der Kreuzung *viminialis*  $\times$  *caprea* eine mendelsche Spaltung in bezug auf die Blattform stattfindet, in der drei, höchstens vier Erblichkeitsfaktoren beteiligt sind.

Über die Natur des mendelnden Komplexes sagt jedoch das Auftreten des Elters nichts aus. Um eine Aufklärung in bezug auf diese Frage erhalten zu können, muss man in der phaenotypischen Variabilität der  $F_2$  nach anderen Prämissen suchen. Ein sehr auffallender Phaenotypus, der riesengrosse Blätter hatte, bot das nächste Glied eines Erklärungsversuchs dar. Dieser Phaenotypus, der in drei Individuen erhalten wurde, hatte nämlich Blätter, die so lang wie *viminialis*-Blätter waren, aber gleichzeitig so breit wie die von *caprea* (vgl. Fig. 22, 28 und 31), weshalb sie fast **doppelt so gross wie *caprea*-Blätter** wurden.

Wie ist nun diese Blattform zu erklären? Offenbar sehr einfach so, dass die Blattlänge und die Blattbreite der Elternarten unabhängig spalten. Ist diese Annahme richtig, so müssen natürlich folgende extreme Kombinationen erhalten werden:

$$\begin{array}{l} \textit{viminalis}\text{-Länge} + \textit{caprea}\text{-Breite} \\ \textit{caprea}\text{-Länge} + \textit{viminalis}\text{-Breite.} \end{array}$$

Da die Blätter von *viminalis* mindestens ein halbes Mal länger als die *caprea*-Blätter sind, muss die erstgenannte Kombination tatsächlich so ausfallen, dass man einen Phaenotypus mit riesengrossen Blättern erhält. Da dieser Typus auch in drei Individuen erhalten wurde, kann es als bewiesen angesehen werden, dass er das Resultat der postulierten Rekombination ist. Als grossblättrige Modifikanten können sie nicht aufgefasst werden, denn sie standen nicht besonders günstig, eines von ihnen sogar ziemlich ungünstig, und sie trugen jedes Jahr riesengrosse Blätter.

Eine Folge der Annahme einer unabhängigen Spaltung der Blattlänge und Blattbreite ist, dass, wie oben dargetan, auch die Kombination *caprea*-Länge + *viminalis*-Breite auftreten muss. Dies trat tatsächlich auch ein. Das oben erwähnte Individuum 620 entsprach der Erwartung (vgl. Fig. 23 und 29, S. 44 und 50). Es muss kurze und schmale Blätter haben. Ind. 620 glich auch mehr einem Bastard *repens*  $\times$  *viminalis* als *caprea*  $\times$  *viminalis*, und seine wahre Abstammung würde gewiss, falls es wildwachsend angetroffen worden wäre, nie richtig erkannt worden sein. Nach der obigen faktoriellen Erklärung ist aber ein dergleichen extravaganter Phaenotypus unter den  $F_2$ -Nachkommen zu erwarten.

Will man nicht diesem Erklärungsversuche beistimmen, so ist wohl nur für die Erklärung der Variabilität die Annahme möglich, dass die Differenz der Blattform der Arten von mehreren unabhängigen Formfaktoren verursacht ist. Mit dieser Annahme wurde wohl die intermediäre Form der  $F_1$ -Blätter und auch das Auftreten der Eltern in  $F_2$  verständlich, nicht aber das Abspalten der oben erwähnten Phaentypen, die weit ausserhalb der Grenzen der Arten in bezug auf die Blattgrösse gehen. Denn *viminalis*-Länge und *viminalis*-Breite müssten dann gleichsinnig variieren, ebenso wie *caprea*-Länge und *caprea*-Breite. Man erhielte wohl Blattformen, die zwischen  $F_1$  und *caprea* oder  $F_1$  und *viminalis* intermediäre Gradationen bezeichneten, aber nicht Neukombinationen in bezug auf Länge und Breite. Die Annahme von mehreren selbständig spaltenden Formfaktoren stimmt nicht mit der tatsächlich beobachteten phaenotypischen Variabilität der  $F_2$  überein, wohl aber und besonders gut die Annahme, dass die Variabilität der Blattform von selbständig spaltenden Faktoren für Blattlänge und Blattbreite verursacht ist.

Für die Auffassung des genotypischen Komplexes der Blattform ist noch eine Tatsache wichtig. Als ich die Variabilität der  $F_2$  durchmusterte, fiel es mir auf, dass die Individuen, die zwischen  $F_1$  und *caprea* intermediär waren, eine grössere Anzahl bildeten als die, die zwischen  $F_1$  und *viminalis* intermediär waren. Also traten bedeutend mehr Formen auf, die sich *caprea* durch ihre breiten Blätter näherten, als *viminalis* mehr nahestehende Formen. **Die Kurve der Variabilität der Blattbreite war offenbar schief**, was mir anfangs ebenso auffallend als unverständlich war.

Aus den erwähnten Prämissen kann man nun wirklich auf ein faktorielles System für die Blattform der Eltern schliessen, das auch sehr gut die ganze phaenotypische Variabilität der  $F_2$  erklärt.

Es ist nämlich bewiesen:

dass einer der Eltern auf eine Individuenzahl zurückkehrt, die drei oder höchstens vier mendelnde Faktoren für die Blattform voraussetzt;

dass die Länge und die Breite der Blätter von unabhängig spaltenden Faktoren bedingt sind;

dass die Kurve der Variabilität der Blattbreite schief ist, so dass bedeutend mehr Individuen sich *caprea* nähern als *viminalis*;

dass die intermediären oder annähernd intermediären Varianten einen so grossen Prozentsatz bilden, dass mindestens zwei polymere Faktoren angenommen werden müssen. \*

Es folgt aus diesen Prämissen:

dass infolge der Schiefheit der Kurve, die Anzahl der Faktoren für Länge und für Breite eine ungleiche sein muss;

dass die grössere Frequenz der *caprea*-ähnlichen Varianten mehr Faktoren für Blattbreite als für Blattlänge voraussetzt;

dass also ***caprea* zwei polymere Faktoren für Blattbreite hat, *viminalis* einen Faktor für Blattlänge.** Mehr Faktoren können in der Spaltung nicht beteiligt sein, weil die grösste mögliche Anzahl, vier, eine normale Kurve der Varianten ergeben müsste, falls auch *viminalis* zwei polymere Faktoren hätte.

Ehe ich auf die Zahlenverhältnisse der Phaenotypen und auf die Konsequenzen, die sich aus dieser Folgerung ergeben, eingehe, muss ich erst einige Fragen streifen, die für die Konstruktion des faktoriellen Schemas wichtig sind.

Bei quantitativer Vererbung hat man gewöhnlich nicht völlige Dominanz der positiven Faktoren, sondern sie prävalieren nur, oder noch gewöhnlicher ist wohl, dass  $F_1$  zwischen den Eltern intermediär ausfällt. Das bedeutet, dass ein Faktor im homozygoten Stadium einen doppelt grösseren Effekt als im heterozygoten hat. Dass die zwei *caprea*-Faktoren heterozygot in ihrer morphologischen Wirkung bis zur Hälfte abgeschwächt werden, zeigt  $F_1$ , denn die Blätter der  $F_1$ -Individuen haben eine zwischen den Eltern fast genau intermediäre Breite. Ob die beiden Faktoren ganz dieselbe Wirkung haben oder nicht, werde ich unten bei der Erwähnung gewisser extravaganten Eigenschaften weiter diskutieren, erwähne hier nur, dass sie in bezug auf die Breite kaum eine verschiedene Wirkung auszuüben scheinen.

Nimmt man nun an, dass *caprea* zwei polymere Faktoren  $C_1$  und  $C_2$  hat, die heterozygot nur einen halben Effekt leisten, und die ungefähr dieselbe Breitenzunahme der Blätter bedingen, so wird es phaenotypisch gleichgültig sein, ob man z. B. die genotypische Kombination  $C_1C_1$ ,  $C_1C_2$  oder  $C_2C_2$  hat u. s. w. Mehrere geno-

typisch verschiedene Kombinationen erhalten also dasselbe phaenotypische Aussehen. Man muss also die Kombinationen nach ihrem phaenotypischen Effekt zusammenstellen, nach dem Kumulationsgrad der Faktoren, um einen Ausdruck der phaenotypischen Variabilität der  $F_2$  zu erhalten. Die Anzahl der Faktoren wird für ihren Wirkungsgrad ausschlaggebend, nicht ihre Qualität.

Mit den Faktoren  $C_1$  und  $C_2$  wird bei der Kreuzung *viminalis*  $\times$  *caprea* der Längefaktor  $V$  kombiniert. Auch dieser Faktor ist nicht dominant;  $F_1$  ist kaum intermediär, sondern *caprea* prävaliert. Man könnte vermuten, dass *viminalis* deshalb nicht den positiven Längefaktor trug, sondern dass *caprea* einen Hemmungsfaktor der Blattlänge von *viminalis* hatte. Dass es aber jedoch *viminalis* ist, die den positiven Faktor führt, ist deshalb wahrscheinlich, weil die Blattlänge von *viminalis* in der Kreuzung *daphnoides*  $\times$  *viminalis* fast ganz dominant ist.

Die Kreuzung *viminalis*  $\times$  *caprea* ist in bezug auf die Blattform folgende faktorielle Verbindung, wo auch der phaenotypische Effekt angegeben wird:

$$\frac{VV}{2V} \times \frac{C_1 C_1 C_2 C_2}{4C}$$

$$F_1 \text{ wird: } \frac{VrC_1c_1C_2c_2}{1V \ 2C}$$

Die Spaltung der  $F_2$  fällt so aus, wie es folgendes Schema demonstriert. In den Rechtecken ist der phaenotypische Effekt, nicht die genotypische Kombination, faktoriell ausgedrückt.

	$C_1C_2V$	$C_1C_2v$	$C_1c_2V$	$c_1C_2V$	$C_1c_2v$	$c_1C_2v$	$c_1c_2V$	$c_1c_2v$
$C_1C_2V$	4C, 2V	4C, 1V	3C, 2V	3C, 2V	3C, 1V	3C, 1V	2C, 2V	2C, 1V
$C_1C_2v$	4C, 1V	4C	3C, 1V	3C, 1V	3C	3C	2C, 1V	2C
$C_1c_2V$	3C, 2V	3C, 1V	2C, 2V	2C, 2V	2C, 1V	2C, 1V	1C, 2V	1C, 1V
$c_1C_2V$	3C, 2V	3C, 1V	2C, 2V	2C, 2V	2C, 1V	2C, 1V	1C, 2V	1C, 1V
$C_1c_2v$	3C, 1V	3C	2C, 1V	2C, 1V	2C	2C	1C, 1V	1C
$c_1C_2v$	3C, 1V	3C	2C, 1V	2C, 1V	2C	2C	1C, 1V	1C
$c_1c_2V$	2C, 2V	2C, 1V	1C, 2V	1C, 2V	1C, 1V	1C, 1V	2V	1V
$c_1c_2v$	2C, 1V	2C	1C, 1V	1C, 1V	1C	1C	1V	—

$F_2$  ergibt auf 64 Kombinationen 15 differente Phaenotypen. Um eine bessere Übersicht dieser Phaenotypen zu geben und um ihre Frequenz und ihr morphologisches Aussehen auch auszudrücken, stelle ich sie in folgender Tabelle zusammen. Die letzte Kolumne der Tabelle gibt auch die gefundene Anzahl der Phaenotypen an, wie sie nach meinen Beschreibungen im letzten Sommer klassifiziert werden müssen. Da ich dann noch keine Theorie der Spaltung hatte, nicht einmal einsah,

dass eine faktorielle Erklärung der Variabilität möglich war, sind die Beschreibungen von der Theorie ganz unbeeinflusst, wass ich hier erwähne, um hervorzuheben, dass unbewusste Selbstsuggestion, die ja so leicht eine objektive Beurteilung stören kann, wenn man nach okulärer Beurteilung mit vorgefasster Meinung arbeitet, ganz ausgeschlossen ist. In bezug auf die Blattform waren 150 Individuen bestimmbar.

Kombinations-typus	Erwartete Anzahl auf 64	Nr. der Klasse	Erwartetes phaenotypisches Aussehen der Blätter	Erwartete Anzahl auf 150	Gefundene Anzahl auf 150
4C, 2V	1	1	Breit wie <i>caprea</i> , lang wie <i>viminalis</i> .....	2,3	3
4C, 1V	2	2	Breit wie <i>caprea</i> , intermediäre Länge .....	4,7	3
3C, 2V	4	3	Breiter und länger als intermediär .....	9,4	7
3C, 1V	8	4	Breiter als intermediär, intermediäre Länge	18,7	27
2C, 2V	6	5	Intermediäre Breite, länger als intermed....	13,4	12
2C, 1V	12	6	Intermediäre Länge und Breite .....	28,1	57
1C, 2V	4	7	Länger und schmaler als intermed. ....	9,4	2
1C, 1V	8	8	Schmäler als intermed. ....	18,7	6
4C	1	9	<i>Caprea</i> -Aussehen .....	2,3	1
3C	4	10	} Schmäler als <i>caprea</i> .....	9,4	6
2C	6	11		13,4	13
1C	4	12		9,4	10
2V	1	13	<i>Viminalis</i> -Aussehen .....	2,3	—
1V	2	14	Schmal, länger als intermediär .....	4,7	2
—	1	15	Schmal wie <i>viminalis</i> , kurz wie <i>caprea</i> .....	2,3	1

Aus der Tabelle geht hervor, dass die Übereinstimmung zwischen Erwartetem und Gefundenem gut ist, falls man die Klassen, die einander phaenotypisch sehr nahe stehen, in grössere Gruppen zusammenführt. Die Klassen Nr. 2, 3 und 4 haben alle breitere Blätter als  $F_1$ , aber die Gradationen sind nicht exakt klassifizierbar. Ich habe in meinen Beschreibungen die Bezeichnungen »breiter als intermediär«, »sehr breit« oder »fast *caprea*-gross« benutzt. Die ersten Bezeichnungen entsprechen den Klassen 3 und 4, die letzte der Klasse 2. Die Individuen, die nebst der Bezeichnung »breiter als intermediär« oder »sehr breit« auch als »länger als intermediär« angegeben sind, bilden Klasse 3, der Rest Klasse 4. Das phaenotypische Aussehen der Individuen der Klasse 2 zeigt Fig. 32, der Klasse 3 Fig. 33. Die Zahlen der einzelnen Klassen sind ja nicht gar zu schlecht, die Gesamtzahl der Klassen ziemlich gut. Es ist ja auch klar, dass eine Klassifizierung sämtlicher Individuen, die breiter als intermediär sind, sicherer gemacht werden kann als eine Zerlegung dieser Individuen in drei neue Klassen. Denn zufolge der fließenden Grenzen der Varianten ist natürlich die Anzahl der zweifelhaft klassifizierbaren Varianten im letzten Falle dreimal so gross als im ersten.

Die Individuenzahl der einzelnen Klassen 5, 6, 7 und 8 stimmt gar nicht mit der Erwartung überein. Dies ist aber nicht eigentümlich, denn die Differenz zwischen den Individuen in bezug auf die Breite muss sehr gering gewesen sein. Nur ein paar Individuen, die in bezug auf die Schmalheit der Blätter mehr ausgeprägt abwichen, wurden notiert. Sonst wurde keine Klassifizierung versucht, weshalb also fast alle Varianten in die Klassen 5 und 6 fallen müssen. Nur die Gesamtzahl der Klassen kann also berücksichtigt werden, und diese stimmt auch gut mit der Erwartung überein.

Ein besonderes Interesse beanspruchen die Klassen 10, 11 und 12. Sie haben keine *viminalis*-Gene, weshalb sie kürzere Blätter als  $F_1$  haben müssen. Sie haben auch eine geringere Anzahl *caprea*-Gene als *caprea*, weshalb zu erwarten ist, dass sie schmalere Blätter als diese Art haben sollen.

Die Klasse 10 hat noch 3 Gene für Blattbreite. Man erwartet deshalb, dass die Individuen dieser Klasse eine Blattbreite haben sollen, die zwischen *caprea* und  $F_1$  liegt. Tatsächlich traten Sträucher mit dieser Blattbreite auf. Fig. 37 veranschaulicht diese Blattform. Die Blätter sind an der Mitte am breitesten und haben eine abgestumpfte Spitze wie die *caprea*-Blätter. Diese Individuen müssen auch, da sie drei *caprea*-Gene haben, sowohl  $C_1$  als  $C_2$  haben.

Unter den kurzblättrigen Individuen, die eine annähernd intermediäre Breite hatten, also zu der Klasse 11 zu rechnen waren, traten nebst solchen, die eine intermediäre Form hatten, auch solche auf, die ihre grösste Breite oberhalb oder unterhalb der Mitte hatten. Die ersteren (Fig. 39) näherten sich in bezug auf die Blattform *S. aurita*, die letzteren hatten einen ganz eigentümlichen Blattypos von an der Basis breiten, abgerundeten Blättern, die von der Mitte aus sich allmählich in einer Spitze verjüngten (Fig. 38). Es treten also in dieser Klasse Individuen auf, die in bezug auf die Blattform extravagant sind. Erst in dieser Klasse hat man Individuen zu erwarten, die nur eines der beiden *caprea*-Gene tragen. Die genotypischen Kombinationen sind nämlich  $C_1C_2$ ,  $C_1C_1$  und  $C_2C_2$ . Es ist deshalb sehr wahrscheinlich, dass die Gene  $C_1$  und  $C_2$  nebst einer gleichartigen Reaktion in bezug auf die Blattbreite auch eine spezielle Formwirkung haben, indem der eine Faktor  $C_1$  eine eiförmige Blattform, der andere  $C_2$  eine umgekehrt eiförmige bewirkt. Sind aber beide Faktoren anwesend, wird das Resultat eine Kompromissform der Blätter, die die grösste Breite an der Mitte erhalten und sowohl an der Spitze als an der Basis abgerundet werden. Durch eine derartige Annahme erhält das Auftreten von *aurita*- oder *cinerea*-ähnlichen Eigenschaften in bezug auf die Blattform in  $F_2$  dieser Kreuzung eine zwanglose Erklärung. Die Ursache ihres Auftretens ist also nicht, dass der *caprea*-Elter unrein gewesen ist, d. h. noch latente *aurita*-Eigenschaften aus einer früheren Kreuzung mit dieser Art hat, sondern einer der Faktoren, der für den Aufbau des *caprea*-Blattes notwendig ist, bewirkt, für sich isoliert, die *aurita*-Form. Ein Faktor, der phaenotypisch *aurita*-Form bedingt, ist also

eine notwendige Konstituente der Blattform und der Blattgrösse von *caprea*.

Dass die erwähnten extravaganten Blattformen gerade in der Klasse der kurzblättrigen Individuen hervortreten, ist ja natürlich, weil die *caprea*-Gene hier von *viminalis*-Gene nicht beeinflusst sind, sondern isoliert ihre Wirkung ausüben können. Aber auch in gewissen der anderen Klassen kann sich bei einzelnen Individuen, die nur das Gen  $C_2$ , einfach oder doppelt, haben, die Formwirkung des Faktors sichtbar machen. Aber natürlich wird die Wirkung morphologisch schwächer, weil auch die *viminalis*-Faktoren hier eine Formwirkung ausüben. Oben habe ich bei der Übersicht der Phaenotypen erwähnt, dass gewisse Sträucher mehr an *viminalis*  $\times$  *cinerea* oder *viminalis*  $\times$  *aurita* erinnerten (Fig. 36, 40 und 42) als an *viminalis*  $\times$  *caprea*. Diese Individuen sind höchst wahrscheinlich solche, die nur eines der *caprea*-Gene, nämlich  $C_2$ , mit einem einfachen oder doppelten *viminalis*-Gen kombinieren. Tatsächlich wurden von diesem Typus sowohl Individuen mit Blättern von intermediärer Länge als von *viminalis*-Länge angetroffen. Fig. 36 demonstriert den letzten Typus.

Falls  $C_2$  homozygot vorkommt, erhält das Blatt die intermediäre Breite, und die Blätter eines dergleichen Individuums ähneln *viminalis*  $\times$  *cinerea*, weil sie nur in bezug auf die Form, nicht in bezug auf die Grösse abweichen. Ist aber  $C_2$  heterozygot, ebenso wie  $V_1$  hat man also die Kombination  $c_1c_1C_2c_2Vv$ , so sind Individuen zu erwarten, die *aurita*  $\times$  *viminalis* sehr ähnlich sein müssen. Tatsächlich traten, wie oben erwähnt, 4 Individuen auf, die hinsichtlich ihrer kleinen, schmalen Blätter dem primären Bastard *aurita*  $\times$  *viminalis* zum Verwechseln ähnlich waren (vgl. S. 60 und Fig. 40, 41, 42). Dies muss ja als eine sehr gute Verifizierung der hier aufgestellten Theorie der Spaltung der Blattform betrachtet werden.

Bei der Durchmusterung der Sträucher fiel es mir auf, dass einige, wie oben kurz dargetan, einen sehr auffallenden, habituellen Typus bildeten, indem sie ziemlich niedrig waren, einen abgerundeten Umriss hatten und sehr dichtblättrig waren. Die Übereinstimmung der Sträucher unter sich war so gross, dass an ihrer gleichartigen genotypischen Konstitution nicht gezweifelt werden konnte. Vier Individuen gehörten diesem Typus an. Die Ähnlichkeit dieser Sträucher unter sich geht aus den Fig. 16 und 17 hervor. Ihnen schloss sich das zwergartige Individuum der Fig. 18 nahe an, das nur in bezug auf die Grösse des Strauches abwich.

Diese Sträucher waren, wie oben erwähnt, auch in physiologischer Hinsicht eigentümlich, indem die Jahresperiodizität gestört war. Die Knospen der Jahrestriebe blieben nicht über dem Sommer in ihrer Ruhe zurück, sondern entwickelten neue sekundäre und beblätterte Jahrestriebe. Sie zeigten ein Remontieren, wie ich es oben genannt habe, trugen gleichzeitig zwei Sprossgenerationen. Zuzufolge des Remontierens wurde die Blattform und die Blattgrösse sehr variabel. Nicht nur die Blätter der primären und sekundären Jahreszweige, sondern auch die Blätter derselben Sprossgeneration waren sehr verschieden, wie es Fig. 45 sehr deutlich in bezug auf die primären



Sprosse veranschaulicht. Diese grosse Variabilität der Blätter ist wohl als eine Folge der gestörten Periodizität zu betrachten. Denn gleichzeitig mit dieser muss natürlich auch der normale Stofftransport gestört werden. Auffallend ist, dass die oberen Blätter des primären Jahreszweiges sehr klein sind, was wohl auf Nahrungsmangel beruht, da die vorhandenen Reservestoffe oder Assimilate für das Austreiben der sekundären Zweige verwendet werden. Eine grosse Heterophyllie wird also eine der Folgen des Remontierens. Als charakteristisches Merkmal der Blätter in bezug auf Form und Grösse kann nur angegeben werden, dass sie kleiner als die der  $F_1$ -Blätter waren, was natürlich besonders für die Blätter der remontierenden Zweige gilt. Da diese aber den habituellen Blattpypus des Strauches bildeten, zeigten die Sträucher ein sehr kleinblättriges Aussehen auf. Die Blattfarbe war indessen auch sehr charakteristisch, indem sie licht oder fast gelblich grün war. Ausserdem waren die Blätter oberseits auffallend stark graubehaart.

Die dichte Belaubung der Sträucher, die ich gleich oben erwähnte, ist natürlich auch aus dem Remontieren erklärlich. Sie ist aber nicht nur durch die grosse Menge der Blätter verursacht, sondern auch durch die Kürze der Jahreszweige. Diese Eigenschaft ist aber gewiss nur eine Folgeerscheinung des Remontierens, weil die Jahreszweige, zufolge des sekundären Sprossens, unter Nahrungsmangel zu leiden kommen und deshalb in ihrem Längenzuwachs gehindert werden.

Die remontierten Zweige sind bei dem Eintritt des Winters nur unvollständig verholzt, sterben deshalb grösstenteils ab. Sie hängen nach einer Frostnacht wie verwelkte Kräuter an dem Jahreszweig. Die Sträucher sind also nicht ganz winterfest und deshalb gewiss in dem Kampfe ums Dasein sehr wenig konkurrenzkräftig. Dazu trägt auch ihr niedriger Wuchs bei, da sie leicht von grösseren Sträuchern überwuchert werden. Auch in der Hinsicht sind sie für die Konkurrenz in der Natur



Fig. 45. Remontierende Sprosse aus den Winkeln der Jahresblätter eines  $F_2$ -Individuums aus *viminalis*  $\times$  *caprea*.

sehr ungeeignet, weil sie wahrscheinlich nicht zur Blüte zu bringen sind. Noch keiner dieser Sträucher hat geblüht, obgleich sie sechs Jahre alt sind.

Mit den erwähnten 5 Sträuchern stimmten noch 5 Individuen in bezug auf das Remontieren und die Kleinblättrigkeit überein. Auch noch keiner dieser Sträucher hat geblüht. Sie waren aber im Gegensatz zu jenen ziemlich hochwüchsig, und die Blattfarbe war sehr dunkelgrün (Fig. 24 und 25; vgl. S. 44).

Zehn Sträucher stimmten also in bezug auf das Remontieren überein. Es kann wohl deshalb keinem Zweifel unterliegen, dass sie auch eine genotypische Spaltungsklasse repräsentieren. Diese ist dann höchst wahrscheinlich die noch nicht besprochene Klasse, die nur ein *caprea*-Gen hat. Will man nicht dieser Annahme beistimmen, so erhält man keine Individuen, die dieser aus der Theorie erwarteten Klasse entsprechen. Es ist deshalb aus diesem Grunde wahrscheinlich, dass die remontierenden Individuen solche sind, die ein Minimum von *caprea*-Faktoren enthalten. Die gefundene Anzahl stimmt auch sehr gut mit der erwarteten überein, wie dies aus der Tabelle S. 72 ersichtlich ist.

Diese Annahme bringt auch ein helleres Licht in die phaenotypische Wirkung der genotypisch verschiedenen *caprea*-Faktoren. Das Remontieren wäre so erklärlich, dass ein einziges *caprea*-Gen, unabhängig davon, ob es  $C_1$  oder  $C_2$  ist, nicht ausreichend ist, um eine normale Entwicklung des Strauches bedingen zu können. Das physiologische Gleichgewicht in bezug auf die Periodizität wird gestört, was mehrere morphologische Eigentümlichkeiten hervorruft.

Die Klasse der Remontierenden war ja aber nicht gleichförmig. 5 Individuen waren ziemlich niedrig und hatten ins Gelbliche nuancierende Blätter, während 5 hochwüchsig waren und sehr dunkelgrüne Blätter trugen. Genotypisch sind auch zwei Typen zu erwarten, nämlich  $C_1$ - und  $C_2$ -Individuen. Es ist deshalb sehr wahrscheinlich, dass die beiden verschiedenen *caprea*-Gene eine ganz verschiedene Reaktion in bezug auf die Höhe der Pflanze und Farbe der Blätter bewirken.

Niemand kann wohl verneinen, dass die phaenotypische Representation der  $F_2$ , die nach der oben gemachten Annahme von drei mendelegenden Faktoren für die Differenz der Blattform zwischen *S. viminalis* und *caprea* erwartet werden musste, auch tatsächlich gefunden worden ist. Die einzige Ausnahme ist, dass eine reine *viminalis*-Kombination nicht auftritt. Da aber diese eine der seltensten Kombinationen ist, die nur einmal auf 64 Individuen erwartet werden kann, ist es nicht unerwartet, dass sie auf der jedoch ziemlich geringen Individuumzahl 150 ausbleibt. Die Zahlenverhältnisse stimmen sonst sehr gut mit der Erwartung überein, falls man die phaenotypisch ähnlichen Klassen, die jede für sich in Betrachtung der quantitativen Variation schwer abzugrenzen sind, zusammenschlägt.

Die Gruppierung der intermediären Typen wird erstens durch die Theorie erklärt. Aber noch wichtiger und sehr unerwartet ist, dass auch die extravaganten und die physiologisch und morpho-

logisch abnormen Typen, die in  $F_2$  auftreten, durch dieselben Faktoren für die Blattform und nur durch diese erklärt werden können. Das Auftreten sowohl habituell von den Eltern und von  $F_1$ -stark abweichender Typen als von Individuen, die die Eigenschaften ganz anderer Arten als die Eltern besitzen, wird durch die bloße Spaltung der Formfaktoren der Blätter verständlich. Eine phaenotypische Variation, die anfangs sehr befremdend wirkt und die nichts mit der Blattform zu tun haben scheint, kann jedoch in die postulierten Spaltungsklassen eingeordnet und faktoriell erklärt werden.

Die Ursache des Auftretens der stark aberranten Typen ist genotypisch darin zu suchen, dass die Formfaktoren der Blätter von *caprea* auch die verschiedensten anderen Organe und Funktionen der Pflanze beeinflussen, weiter darin, dass diese Faktoren durch die Kreuzung mit *viminialis* jede für sich an verschiedenen Individuen distribuiert werden. Erst dann kann man also ihre isolierte Wirkung sehen. *Caprea* ist normal ein Reaktionsprodukt der beiden Faktoren  $C_1$  und  $C_2$ . Diese Faktoren bedingen zusammen die *caprea*-Breite der Blätter, aber ausserdem beeinflussen sie jede für sich und in verschiedener Weise die Blattform, Blattfarbe, Höhe des Strauches und die Periodizität der Pflanze mit ihren vielen morphologischen Folgeerscheinungen, kurz gesagt, fast alle Merkmale eines Strauches. Sie sind also weitgehend diffus wirkende Faktoren. Gerade wie in einem Gewebe ein einziger Faden das Muster in mehreren Hinsichten beeinflusst, so wirken die Gene  $C_1$  und  $C_2$  in bezug auf mehrere Eigenschaften des phaenotypischen Aussehens (des biologischen Musters!) gestaltend.

Da die Faktoren  $C_1$  und  $C_2$  sowohl für die morphologische Gestaltung (den Habitus des Strauches) als für die Vitalität der Art von fundamentaler Bedeutung sind, weil sie jede für sich nicht mehr *caprea*-ähnliche und nicht mehr völlig existenzfähige Individuen geben, ist mit der Klarlegung der Spaltung des Bastardes *viminialis*  $\times$  *caprea* ein entscheidender Beweis dafür erbracht, dass auch die fundamentalsten Artmerkmale mendeln: Denn es kann natürlich niemandem einfallen, die erwähnten Eigenschaften als Varietätsmerkmale anzusehen. Sie sind auch immer von den Systematikern als die wirklichen, die essentiellen Artmerkmale betrachtet worden. Da ich ausserdem oben gezeigt habe, dass auch die systematisch als wichtig angesehenen Merkmale der Narben spalten, muss man aus meinen Untersuchungen einen der folgenden Schlüsse ziehen: entweder spalten die Artmerkmale oder haben die Arten *viminialis* und *caprea* keine sichtbaren Artmerkmale. *Tertium non datur*.

Ein *experimentum crucis* meiner oben entwickelten faktoriellen Theorie konnte so ausgeführt werden, dass man die Formen  $C_1$  und  $C_2$  kreuzte, also eine Kreuzung zwischen einem niedrigen und einem hochwüchsigen remontierenden Strauch ausführte. Ist die Theorie richtig, muss der Bastard Blätter von schmälerer *caprea*-Form erhalten. Gewiss ist es aber nicht möglich, auf diese Weise eine Bestätigung zu

erhalten, weil die remontierenden Sträucher wohl kaum zur Blüte zu bringen sind. Noch keiner dieser Sträucher hat geblüht, obgleich sie sechs Jahre alt sind. Die enorme Produktion von Blättern scheint der Blütenbildung entgegenzuwirken, was ja auch physiologisch gesehen ganz natürlich ist, weil eine Verschwendung in bezug auf ein Organ notwendig von Mangel hinsichtlich eines anderen begleitet werden muss.

Da der erwähnte Beweis also höchst wahrscheinlich nicht zu erbringen ist, ist es wichtig, dass ich auf eine andere Weise eine sehr gute Bestätigung meiner Theorie gefunden habe. Schon früher als meine artifiziellen  $F_1$ -Sträucher von *viminialis*  $\times$  *caprea* geblüht hatten, hatte ich die Rückkreuzung (*viminialis*  $\times$  *caprea*)  $\times$  *viminialis* ausgeführt. Hierbei wurde ein spontaner Bastard von *viminialis*  $\times$  *caprea* benutzt, den ich wildwachsend gefunden hatte, und der habituell vollkommen mit meinen artifiziellen  $F_1$ -Sträuchern übereinstimmte, wie ich später konstatieren konnte. Dass dieser Bastard in bezug auf  $C_1$ ,  $C_2$  und  $V$  die genotypische Konstitution hatte, die ich für  $F_1$  von *viminialis*  $\times$  *caprea* angenommen habe, kann kaum bezweifelt werden. Der ♂-Strauch, der bei der Rückkreuzung benutzt wurde, war derselbe, den ich bei meinen übrigen *viminialis*-Kreuzungen verwendete.

Wie wird nun die faktorielle Zusammensetzung und das phaenotypische Aussehen der Nachkommen einer derartigen Rückkreuzung ausfallen, falls man die oben angenommene Theorie auch auf diese Kreuzung anwendet?

Die faktorielle Konstitution des Bastards *viminialis*  $\times$  *caprea* ist  $C_1c_1C_2c_2Vv$ , die von *viminialis*  $c_1c_1c_2c_2VV$ . Da *viminialis*  $\times$  *caprea* spaltet, *viminialis* nur eine Art von Gameten bildet, erhält man das Spaltungsschema, das unten angegeben worden ist. In den Rechtecken ist, wie im obigen Schema für die Spaltung der  $F_2$  von *viminialis*  $\times$  *caprea* (S. 71), der phaenotypische Effekt, nicht die genotypische Konstitution der Kombinationen angegeben.

	$C_1C_2V$	$C_1C_2v$	$C_1c_2V$	$c_1C_2V$	$C_1c_2v$	$c_1C_2v$	$c_1c_2V$	$c_1c_2v$
$c_1c_2V$	2C, 2V	2C, 1V	1C, 2V	1C, 2V	1C, 1V	1C, 1V	2V	1V

In der folgenden Übersicht ist die erwartete und gefundene Anzahl der Phaenotypen angegeben.

Konstitution des Phaenotypus	Erwartete Anzahl auf 8	Nr. der Klasse	Erwartetes phaenotypisches Aussehen der Blätter	Erwartete Anzahl auf 13	Gefundene Anzahl auf 13
2C, 2V	1	1	<i>Viminialis</i> -lang, intermediäre Breite .....	1,6	2
1C, 2V	2	2	<i>Viminialis</i> -lang, schmaler als intermed.....	3,2	4
2V	1	3	<i>Viminialis</i> -Aussehen .....	1,6	2
2C, 1V	1	4	Intermediär .....	1,6	2
1C, 1V	2	5	Kürzer als <i>viminialis</i> , schmaler als intermed.	3,2	2
1V	1	6	Kürzer als <i>viminialis</i> .....	1,6	1

Aus der Übersicht geht hervor, dass man 6 verschiedene Phaenotypen erhält, die aber fast alle sehr *viminialis*-ähnlich ausfallen müssen. Die extremste Kombination, die gebildet werden kann, gleicht dem primären Bastard. Diese tritt aber nur einmal unter 8 Individuen auf. Sämtliche übrige Individuen haben entweder *viminialis*-lange oder fast *viminialis*-lange Blätter, oder sie haben *viminialis* schmale oder fast *viminialis*-schmale Blätter. Das Resultat ist, dass die Nachkommenschaft durchschnittlich sehr an *viminialis* erinnern muss. Tatsächlich schien es mir anfangs, als ob eine Klassifizierung unmöglich wäre, da die Individuen mit geringeren Schwankungen zwischen  $F_1$  und *viminialis* intermediär aussahen, falls sie nicht *viminialis* zum Verwechseln ähnlich waren. Von der auffallenden habituellen Variabilität der  $F_2$  von *viminialis*  $\times$  *caprea* war nichts zu sehen.

Als ich aber im Herbst eine genauere Durchmusterung der Individuen vornahm, indem ich Sprossgipfel der Sträucher nebeneinander legte und verglich, fiel es mir auf, dass einige Individuen deutlich kürzere Blätter als der Durchschnitt hatten. Sie waren so kurz wie die Blätter der  $F_1$ . Auch hatten einige Individuen Blätter, die so breit als  $F_1$ -Blätter waren, andere so schmale, dass sie nicht von *viminialis* unterschieden werden konnten, wieder andere, und die Mehrzahl, Blätter, die in bezug auf die Breite zwischen den beiden erwähnten Typen intermediär waren. Die Grösse der Variabilität der Kreuzung zeigen Fig. 46, 47 und 48, wo ein Sprossgipfel jeder der erwähnten Breitevarianten demonstriert wird. Nach den genannten Gesichtspunkten wurde nun eine Klassifizierung vorgenommen, ohne dass ich noch einsah, wie diese Variabilität zu erklären wäre. Die Differenzen in bezug auf die Blattlänge waren bedeutend schärfer ausgeprägt als die der Blattbreite, was auch natürlich ist, weil der Unterschied zwischen  $F_1$  und *viminialis*, absolut gesehen, in bezug auf die Länge mehr als dreimal so gross als in bezug auf die Breite ist. Da ausserdem in bezug auf die Länge keine zwischen  $F_1$  und *viminialis* intermediäre Form auftritt, wohl aber in bezug auf die Breite, ist es nicht eigentümlich, dass die Längesvarianten viel auffallender und leichter klassifizierbar waren als die Breitevarianten.

Betrachten wir nun die Zahlenverhältnisse der Übersicht, so fällt es erstens auf, dass sämtliche Phaenotypen, die erwartet werden sollen, auch auftreten, zweitens, dass die gefundenen Zahlenverhältnisse mit den erwarteten sehr gut übereinstimmen. Individuen, die *viminialis* ganz ähnlich sind, treten auf. Aber Individuen, die ausserhalb der Grenze, die von  $F_1$  gebildet wird, gingen, wurden nicht in der Kreuzung gefunden. Sie können auch absolut nicht gebildet werden. Denn die extremste Gamete, die von dem spaltenden Bastard *viminialis*  $\times$  *caprea*, also von der Mutter, gebildet werden kann, ist  $C_1C_2v$ , also eine reine *caprea*-Gamete. Bei der Kreuzung muss aber diese notwendig mit einer *viminialis*-Gamete, also  $c_1c_2V$ , kombiniert werden. Der extremste Genotypus, der gebildet werden kann, ist also  $C_1c_1C_2c_2V_1v_2$ ; folglich muss der extremste Phaenotypus auch der primäre Bastard *viminialis*  $\times$  *caprea* sein. Die Mehrzahl der Varianten muss in verschied-



Fig. 46. Ganz *viminialis*-ähnliche Blätter eines Individuums der Kreuzung (*viminialis*  $\times$  *caprea*)  $\times$  *viminialis*.



Fig. 47. Blätter eines Individuums der Kreuzung (*viminialis*  $\times$  *caprea*)  $\times$  *viminialis*, die zwischen  $F_1$  des Bastards *viminialis*  $\times$  *caprea* und *viminialis* intermedial sind.



Fig. 48. Blätter eines Individuums der Kreuzung (*viminialis*  $\times$  *caprea*)  $\times$  *viminialis*, die  $F_1$  von *viminialis*  $\times$  *caprea* sehr ähneln.

denen Graden zwischen diesen Extremen Abstufungen bilden, sich also *viminalis* stark nähern.

Das Resultat der Rückkreuzung (*viminalis*  $\times$  *caprea*)  $\times$  *viminalis* bestätigt also auffallend gut die Annahme der faktoriellen Konstitution der Arten *caprea* und *viminalis*, die ich oben gemacht habe. Man erhält folglich auch eine ungezwungene mendelsche Erklärung der Tatsache, dass die Bastarde bei Rückkreuzung mit einem der Eltern in diesem Elter zurückzukehren scheinen. Die alten Bastardforscher erklärten diese Erscheinung so, dass die Merkmale der einen Art durch Zurückkreuzen des Bastards mit der anderen Art abgeschwächt wurden, je mehr, desto öfter die Rückkreuzung wiederholt wurde, bis sie endlich ganz ausklangen, so dass die reine Art wieder erhalten wurde. Dies ist ja noch die Ansicht der Systematiker und Floristen, die alle Formen, die zwischen Art und Bastard intermediär sind, als Rückkreuzungen einer gewissen Ordnung erklären, obgleich sie ja ebensogut Spaltungsprodukte der  $F_2$  sein können, also nichts mit Rückkreuzungen zu tun haben.

Eine Rückkreuzung muss indessen auch bei faktorieller Auffassung der Bastarde als Durchschnittstypus betrachtet sich der bei der Rückkreuzung verwendeten Art nähern. Aber nur als Durchschnittstypus. Hat man eine hinreichende Individuenzahl, muss auch der primäre Bastard unter den Nachkommen einer Rückkreuzung erhalten werden, also der ganze Teil der Kurve der Variabilität der  $F_2$ , der zwischen  $F_1$  und der bei der Rückkreuzung verwendeten Art liegt. Die Individuen einer Rückkreuzung sind deshalb gar nicht in demselben Grade der einen Art genähert, und darüber kann kein Zweifel gehegt werden, dass die Individuen, die dem primären Bastard ähnlich sind, bei Kreuzung unter sich die ganze Variabilität der  $F_2$  wieder zum Vorschein bringen. Werden aber nur sehr wenige Pflanzen einer Rückkreuzung aufgezogen, so erhält man nur die Individuen, die sich der Art mehr nähern als die  $F_1$ , weshalb auch die alte Auffassung von der allmählichen Überführung des Bastards in der Art bestätigt zu sein scheint.

Die wohl bis jetzt allgemein gehuldigte Ansicht, dass die habituellen Merkmale der linnéischen Arten entweder durch Eigenschaften ganz eigenartiger Natur oder durch sehr viele Eigenschaften sich unterscheiden, haben sich jedenfalls für die Arten *S. viminalis* und *caprea* beide als nicht zutreffend erwiesen. Denn durch nur drei mendelnde Unterschiede ist die Variabilität der Blätter und die habituelle Pleiotypie, durch nur einen mendelnden Unterschied die Variabilität der Narben erklärlich. Die Eigenschaften, die vorwiegend das eigenartige habituelle Aussehen der Arten bewirken, sind also jedenfalls nicht viele.

Wahrscheinlich sind noch mehr von den äusseren Eigenschaften von den Faktoren  $C_1$  und  $C_2$  abhängig, d. h. ihre pleiotrope Wirkung ist noch grösser als ich schon dargetan habe. Eigentümlich war jedenfalls, dass der Strauch, der in bezug auf Blätter und Narben *caprea* ganz ähnlich war, auch in bezug auf die Architektonik, die Farbe der Zweige und die Länge der Stiele



der Fruchtknoten eine völlige Übereinstimmung mit *caprea* zeigte. Da es gar nicht verständlich ist, dass auch sämtliche diese Differenzen zufällig mit den *caprea*-Blättern kombiniert worden wären, falls sie unabhängig gespalten hätten, ist wohl nur die Annahme einer pleiotropen Wirkung der Faktoren  $C_1$  und  $C_2$  auch auf diese Eigenschaften die wahrscheinliche Erklärung der Tatsache. Hierfür spricht auch das Verhältnis, dass der betreffende Strauch die erwähnten Eigenschaften in stärkster *caprea*-Ausprägung zeigte. Er hatte z. B. sehr lange Stiele der Fruchtknoten und sehr dunkelbraune Zweige, obgleich diese Eigenschaften bei  $F_1$  rezessiv sind und in  $F_2$  graduell spalten, also nur selten mit *caprea*-Blättern in voller Ausprägung kombiniert werden könnten, falls sie unabhängig wären. Eine nähere Untersuchung dieser Eigenschaften wurde indessen nicht vorgenommen, da eine Klassifizierung der Varianten nicht möglich war.

Es liegt mir indessen fern, die ganze Variabilität der  $F_2$  nur durch drei mendelnde Faktoren erklären zu wollen. Ich behaupte nur, dass die habituelle Differenz, die grösste morphologische und systematische Differenz der Arten *viminalis* und *caprea* auf diese Weise erklärt werden kann. Denn z. B. die Eigenschaft der Haarigkeit der Blätter scheint von der Blattform unabhängig zu spalten. Fast alle Individuen der  $F_2$  hatten die Behaarung der  $F_1$  und die Sträucher, die Ausnahmen bildeten, hatten nicht die Behaarung, die erwartet werden musste, falls die Haarigkeit von den Formfaktoren der Blätter bedingt wäre. Es sah eher so aus, als ob die Haarigkeit komplizierter aufspaltete als die Blattform. Vielleicht ist sowohl die Haarigkeit von *caprea* als die von *viminalis* von unabhängigen polymeren Komplexen verursacht. Die unten behandelte  $F_2$  der Kreuzung *viminalis*  $\times$  *daphnoides* (S. 89) zeigt, dass die Haarigkeit von *viminalis* von mindestens zwei polymeren Faktoren verursacht sein muss. Wahrscheinlich hat auch *caprea* positive Faktoren für die Behaarung. Wir würden dann das eigentümliche Verhältnis haben, dass die habituellen Charaktere, die, wie ich oben dargetan habe, sowohl morphologisch als auch physiologisch eine fundamentale Bedeutung haben, weniger kompliziert aufspalten als Charaktere, die nur ein einziges Organ und eine Eigenschaft von sehr sekundärer Wichtigkeit beeinflussen.

In bezug auf die Haarigkeit der Staubblätter trat eine Spaltung ein, die zeigt, dass diese Eigenschaft von sowohl den Formfaktoren als von der Haarigkeit der Blätter unabhängig ist. *Caprea*<sup>1</sup> hatte behaarte Staubblätter, *viminalis* ganz kahle. Sämtliche  $F_1$ -Sträucher hatten an der Basis behaarte Staubblätter. Unter den 19 blühenden ♂-Sträuchern hatten 17 behaarte, 2 ganz kahle Staubblätter. Die Individuen mit behaarten Staubblättern bildeten eine Variationsreihe von sehr spärlich behaarten bis auffallend stärker behaarten als *caprea*. Formen, die ausserhalb der Grenzen der  $F_1$  und *caprea* gingen, traten also auf. Sowohl diese transgredierenden Formen als die Spaltungszahl scheinen auf eine dimere Spaltung zu zeigen.

<sup>1</sup> Bei *S. caprea* kommen sowohl Individuen mit behaarten als mit kahlen Staubblättern vor.



Die Form der Ähren war bei  $F_1$  fast intermediär bei den ♀-Sträuchern, während *caprea* bei den ♂-Sträuchern stark prävalierend war. Die Mehrzahl der  $F_2$ -Individuen hatten intermediäre oder *caprea*-ähnliche Ähren. Die verschiedene Form der ♂-Ähren von *viminalis* und *caprea* wird sowohl von der Dicke der Ährenspindel als der Länge der Staubblätter bedingt. *Viminalis* hat eine schmale, lange Ährenspindel und kurze Staubblätter (7 mm), *caprea* eine kurze, dicke Ährenspindel und sehr lange Staubblätter (12 mm). Dass aber die Eigenschaften der Form der Ähren unabhängig spalten, zeigte ein Individuum sehr deutlich, indem es eine dicke Ährenspindel mit kurzen *viminalis*-Staubblättern (nur 7—8 mm lang) kombinierte. Auch beide Elternkombinationen traten auf, nebst intermediären Formen. Die Spaltung scheint eine dihybride zu sein, wo aber eine Klassifizierung, zufolge der phaenotypischen Ausprägung auch der Heterozygoten, nicht möglich ist.

*S. caprea* blüht sehr früh und ihre Blüte ist beendet, ehe noch die Blätter hervorgesprossen sind. *Viminalis* blüht ungefähr eine Woche später als *caprea* und fast gleichzeitig mit dem beginnenden Laubsprossen. Die Spaltung in bezug auf die Blütezeit war deutlich. Es schien auch, als ob die Blütezeit und das Laubsprossen von zwei unabhängigen physiologischen Rhythmen bedingt wären. Denn die extremen Neukombinationen, die mit dieser Annahme erwartet werden sollten, nämlich frühes Blühen (*caprea*) und frühes Laubsprossen (*viminalis*) einerseits, spätes Blühen (*viminalis*) und noch späteres Laubsprossen (*caprea*) andererseits traten tatsächlich auch auf.

Fig. 49 veranschaulicht diese Extreme. Der Strauch links ist schon abgeblüht, und das Laubsprossen ist so weit gediehen, dass der Strauch »weiss« erscheint, der Strauch rechts steht noch in voller Blüte, und man sieht noch keine Spur von dem Laubsprossen.

In dem sehr nassen Jahre 1916 traten Differenzen der  $F_2$ -Sträucher in bezug auf die Resistenz gegen *Melampsora* auffallend auf. Während einige Sträucher so stark befallen wurden, dass die Blätter von den Uredosporen ganz gelb waren, und die Jahrestriebe folgendes Jahr verwelkten, wurden andere nur sehr wenig oder gar nicht beschädigt. Einige Individuen wurden sogar so stark befallen, dass der ganze Strauch im folgenden Jahre ganz dürr dastand. Nur von der Basis aus schossen neue Zweige hervor. Fig. 50 zeigt links einen derartigen Strauch, rechts einen, der so schwach befallen worden ist, dass die Jahrestriebe nicht beschädigt worden



Fig. 49. Differenz des Laubsprossens zweier  $F_2$ -Individuen aus *viminalis*  $\times$  *caprea*.

sind, sondern ganz normal Blätter und neue Sprosse entwickelt haben. Dass also Individuen auftreten, die nicht so gut als die Eltern angepasst sind, indem sie für das Befallen von *Melampsora* sehr empfindlich sind, geht klar aus dieser Tatsache hervor. Es treten Kombinationen auf, die in der Natur nicht existenzfähig gewesen wären.



Fig. 50. Differenz in bezug auf die Beschädigung von *Melampsora* zweier  $F_2$ -Sträucher aus *viminalis*  $\times$  *caprea*.

Auch mehrere Sträucher, die nicht besonders stark von *Melampsora* angegriffen worden waren, zeigten jedoch im Frühling 1917 ganz verwelkte Jahreszweige. Die Ursache des Absterbens der Zweige war aber in diesem Falle gewiss eine zu geringe Winterfestigkeit. Der Winter 1916—1917 war nämlich in Schonen ungewöhnlich streng und andauernd. Die Sträucher, die durch die Eigenschaft einer

geringen Winterfestigkeit ausgezeichnet waren, hatten auch einen anatomischen Bau, der gerade die herabgesetzte Winterfestigkeit verständlich macht. Während die Rinde bei der Mehrzahl der Sträucher eben und glatt war, war sie bei einigen sehr rau, von tiefen und breiten Spalten zerklüftet (Fig. 51 a). Die zwischen den Spalten befindlichen Rindenstücke wurden als Schuppenborke abgeschilft. Da es ja sehr wahrscheinlich ist, dass die Kontinuität derjenigen Gewebe, denen eine Schutzwirkung gegen Kälte zugesprochen wird, durch das Zer-



Fig. 51 a. Zweige mit geborstener Rinde eines  $F_2$ -Strauches aus *viminialis*  $\times$  *caprea*.

Fig. 51 b. Zweig eines  $F_2$ -Strauches aus *viminialis*  $\times$  *caprea* mit normaler, glatter Rinde.

rissen der Rinde aufgehoben wird, ist auch die geringe Kälteresistenz dieser Sträucher unter anatomischem Gesichtspunkte verständlich. Eine sehr einfache faktorielle Erklärung des Zerreißens der Rinde erhält man durch die Annahme, dass der Zuwachs des Holzes und der der Rindenteile von verschiedenen Faktoren verursacht ist. Obgleich also anatomisch gesehen dasselbe Gewebe, nämlich das Kambium, sowohl den Zuwachs des Holzes als den der Rinde bedingt, bewirkt jedoch ein Faktor den Teilungsrhythmus des

Holzes, ein anderer den der sekundären Rinde. Bei den Arten bewirken die Faktoren, obgleich unabhängig, jedoch einen harmonischen Zuwachs, was ja selektologisch verständlich ist, weil ein Ausmerzen von Formen, die nicht harmonisch zusammenwirkende Faktoren haben, stattgefunden haben muss, gerade wie die oben erwähnten Kreuzungsnachkommen mit zerklüfteter Rinde in der Natur sicher nicht existenzfähig gewesen wären. Werden aber nun zwei Arten gekreuzt, so werden die bei den Arten harmonisch zusammenwirkenden Faktoren in der Nachkommenschaft in unharmonischen Verbindungen kombiniert, die sich in morphologischen



Fig. 52.  $F_2$ -Individuum aus *viminalis*  $\times$  *caprea* mit deformierten, dach- und sichelförmigen Blättern.

Störungen des Zuwachses geltend machen müssen. *S. caprea* ist nämlich ein dickstämmiger Strauch, *viminalis* ein schmalstämmiger. Der Unterschied der Dicke wird von Fig. 11 (S. 36) demonstriert, wo von den gleich alten Sträuchern der rechte als Typus für *viminalis*, der linke für *caprea* gelten kann. Man sieht ja sogleich ein, dass der Holzcylinder von *caprea* mit der Rinde von *viminalis* kombiniert, notwendig ein Bersten der Rinde verursachen muss. Da dies tatsächlich auch bei 21 Sträuchern der  $F_2$  eintrat, scheint mir diese Erklärung sehr wahrscheinlich.

Der Wahrscheinlichkeitswert dieser Erklärung wird bedeutend dadurch erhöht, dass bei 4 Individuen mit zerklüfteter Rinde die Blätter eine Deformierung zeigten, die durch dieselbe Annahme verständlich ist. Diese Sträucher hatten nämlich das sehr auffallende Aussehen der Blätter, das in Fig. 52 zu sehen ist. Die Blätter waren nicht eben, sondern stark dachförmig oder umgekehrt kahnförmig, was dem Baum ein sehr eigenartiges Habitusbild verlieh. Diese Blattform muss man indessen erwarten, falls wir eine Disproportion in bezug auf den Zuwachs des Holzes und des Bastes, wie die oben angenommene, voraussetzen, nur mit der Modifizierung, dass der schnellere Zuwachs des Holzes hier nicht die Breite, sondern die Länge betrifft. Man setzt also nur voraus, dass die unabhängigen Faktoren sowohl auf den Breiten- als Längenzuwachs wirken. Tatsächlich hatte die Rinde der oben genannten Sträucher nicht nur Längenrisse, sondern auch Querrisse. Wächst also der Holzteil der Blattnerven stärker als der Bastteil, so müssen die Blätter sowohl in der Längsrichtung sichelförmig gebogen werden als unterseits konkav werden. Dass sie auch dieses Aussehen haben, zeigt Fig. 52. Speziell die jüngeren Blätter zeigen auch die Sichelform sehr deutlich. Eigentümlich war indessen, dass nur 4 Sträucher deformierte Blätter zeigten, während 21 zerklüftete Rinde hatten. Aber noch einige Sträucher zeigten tatsächlich eine leichte Deformierung, speziell der jüngsten Blätter. Da ich dies nicht notierte, weil ich dann den Zusammenhang zwischen der eigentümlichen Struktur der Rinde und der Blätter noch nicht einsah, kann ich nicht entscheiden, ob diese Sträucher auch solche waren, die zerrissene Rinde hatten. Es ist ja auch möglich, dass Längen- und Breitenzuwachs nicht korreliert, sondern unabhängig spalten, weshalb also die beiden Arten abnormen Zuwachses nicht immer zusammen aufzutreten brauchen.

Ich habe die  $F_2$  des Bastards *viminalis*  $\times$  *caprea* sehr ausführlich behandelt, weil ich von dieser Kreuzung die grösste Individuenzahl aufgezogen habe, und weil sie nicht nur ein schönes Beispiel eines spaltenden Artbastards ist, sondern auch in mehreren Hinsichten einen Einblick in die Natur der Spaltung und die genotypische Konstitution der Artdifferenzen gibt. Ich habe gezeigt, dass die fundamentalsten morphologischen, physiologischen und anatomischen Merkmale der Arten dem Gesetz der Spaltung und Rekombination unterzogen sind. Die Spaltung der habituellen Differenzen ist zufolge der diffusen Wirkung der Gene eine unerwartet einfache, während anderseits Merkmale, die ein bestimmtes Organ betreffen, kompliziert aufspalten können. Das Aufstellen von besonderen Art- und Varietätsmerkmalen hat deshalb keine konstitutionelle, also auch keine prinzipielle Berechtigung.

## 2. *S. viminalis* $\times$ *daphnoides*.

Charakteristisch für  $F_1$  dieser Kreuzung war, wie schon oben dargetan (S. 24), dass die Blattlänge von *viminalis* dominant war, während *daphnoides* in bezug auf die Breite stark prävalierte. Die Silberhaarigkeit von *viminalis* prävalierte; die Behaarung der Bastarde war aber nicht so dicht wie bei *viminalis*. Die Art der Säugung des Randes habe ich oben (S. 24) erwähnt und abgebildet. Die Ähren waren mehr *daphnoides*- als *viminalis*-ähnlich. Griffel und Narben hatten ganz *daphnoides*-Aussehen. Die 33 Individuen der  $F_1$  waren ziemlich gleichförmig, zwei Individuen ausgenommen, die auffallend breite und kurze Blätter hatten, sich also *daphnoides* mehr näherten als die Mehrzahl der Individuen. In bezug auf die Behaarung der Kapseln trat Spaltung schon in  $F_1$  auf in Ganzbehaarten und Halbbehaarten.

Von  $F_2$  hatte ich 18 Individuen, die aus nur einer  $F_1$ -Kreuzung abstammten. Obgleich die Individuenzahl also gering war, trat eine in mehreren Hinsichten auffallende Spaltung ein, indem neue Kombinationen der elterlichen Eigenschaften gebildet wurden.

In bezug auf die Blattform muss die Spaltung eine noch einfachere sein, als ich für die Kreuzung *viminalis*  $\times$  *caprea* vorausgesetzt habe. Denn unter den 18 Individuen trat eines mit Blättern von vollkommener *viminalis*-Form auf. Noch ein Individuum hatte Blätter, die so schmal als *viminalis*-Blätter waren, aber nicht länger als die von *daphnoides*. Die Spaltung kann deshalb kaum komplizierter als eine dihybride sein. Nehmen wir an, dass *viminalis* einen positiven Faktor für Länge hat, der *daphnoides* fehlt (ebenso wie er *caprea* fehlte) und weiter dass *daphnoides* nur einen Faktor für Breite hat (während *caprea* zwei dergleichen Faktoren hatte), so erhalten wir folgende Spaltung in  $F_2$ , falls wir die Faktoren  $V$  und  $D$  nennen und wie oben die phaenotypische Wirkung ausdrücken.

	VD	Vd	vD	vd
VD	2V, 2D	2V, 1D	1V, 2D	1V, 1D
Vd	2V, 1D	2V	1V, 1D	1V
vD	1V, 2D	1V, 1D	2D	1D
vd	1V, 1D	1V	1D	—

In der folgenden Übersicht habe ich die Phaenotypen zusammengestellt und die erwarteten und gefundenen Zahlen angegeben.

Konstitution des Phaeno- typus	Nr. der Klasse	Erwartet auf 16	Erwartet auf 18	Gefunden auf 18
2V, 2D	1	1	1,1	11
1V, 2D	2	2	2,3	
2V, 1D	3	2	2,3	
1V, 1D	4	4	4,5	
2V	5	1	1,1	2
1V	6	2	2,3	
2D	7	1	1,1	4
1D	8	2	2,3	
—	9	1	1,1	1

Da *viminalis* in bezug auf die Länge dominiert, sind die Klassen 1 und 2 nicht zu unterscheiden, und da *daphnoides* in bezug auf die Breite stark prävaliert, werden auch die Klassen 3 und 4 diesen sehr ähnlich, weshalb eine Klassifizierung dieser Phaenotypen nicht möglich wird. Aus demselben Grunde müssen auch die Klassen 5 und 6 einerseits, 7 und 8 andererseits zusammengenommen werden. Die Übereinstimmung zwischen Erwartetem und Gefundenem ist ja besonders gut, weshalb es auch nicht bezweifelt werden kann, dass die Spaltung der Blattform eine sehr einfache, nämlich nur eine dihybride ist.

Obgleich aber die Blattform einfach aufspaltet, so waren jedoch die Blätter, die nur D oder nur V hatten, nicht ganz *daphnoides*- oder *viminalis*-ähnlich. Dies beruht aber darauf, dass die Differenzen in bezug auf die Behaarung und das Ausformen des Randes der Blätter mehr kompliziert als die Formdifferenzen und unabhängig von diesen spalten. Durch die Spaltung dieser Kreuzung erhielt ich den Beweis, dass die Haarigkeit von *viminalis* von mindestens zwei Faktoren verursacht werden muss. Denn sämtliche Individuen hatten behaarte Blätter, zwar mit grosser Variation, indem mehrere Gradationen zwischen ziemlich spärlich behaarten und filzig behaarten auftraten. Auch waren die Haare bei einigen Individuen länger und grösser als *viminalis*-Haare. Da also die *daphnoides*-ähnlichen Blätter behaart waren, stimmten sie nicht mit reinen *daphnoides*-Blättern überein. Auch die Individuen mit *viminalis*-Form der Blätter glichen der Elternart nicht, weil sie gesägten Rand wie  $F_1$  hatten. Kein einziges Individuum hatte ganzrandige Blätter. Der scharfe Säugungstypus von *daphnoides* trat nur bei einem Individuum auf, und zwar bei einem der Sträucher, der Blätter von *viminalis*-Form hatte. Auch hier war er nicht ganz typisch. Sonst hatten alle Individuen den Säugungstypus von  $F_1$ , seichter oder tiefer. Dies zeigt, dass auch die Aufspaltung der Randdifferenzen zwischen *viminalis* und *daphnoides* kompliziert ist. Für das Klarlegen der Spaltung der erwähnten Charaktere war die Individuenzahl gar zu gering.

Auch in bezug auf die Ähren- und Narbenform trat eine deutliche Spaltung ein. Die kurzen, dichtblütigen Ähren von *daphnoides* prävalieren stark in  $F_1$ . Von den 12 blühenden  $F_2$ -Individuen hatten 9 die Ährenform von *daphnoides* oder  $F_1$ , 3 die *viminalis*-Form, waren also lang und schmal, was ja eine präzise monohybride Mendelspaltung ist. Von diesen Individuen waren 7 weiblich. Bei ihnen trat in bezug auf die Narbenlänge auch Spaltung auf. 5 Individuen hatten nämlich kurze *daphnoides*-Narben, 2 lange, fadenförmige Narben wie bei *viminalis*. Die Narbendifferenz spaltet also auch in dieser Kreuzung monohybrid, ebenso wie bei der Kreuzung *viminalis*  $\times$  *caprea*. Der Unterschied ist nur, dass die kurzen *daphnoides*-Narben über die langen *viminalis*-Narben dominieren, während diese ganz umgekehrt über die kurzen *caprea*-Narben dominierten. Die kurzen Narben von *daphnoides* und *caprea* sind also genotypisch verschieden. Offenbar fehlt bei *caprea* der Längenfaktor der Narben von *viminalis*, während *daphnoides* einen positiven Faktor hat, der die Narbenlänge von *viminalis* unterdrückt, also als Hemmungsfaktor wirkt.

Die Spaltung der Behaarung der Kapseln, die schon in  $F_1$  auftrat, wiederholte sich in  $F_2$ . Von den 7 ♀-Individuen hatten 5 ganzbehaarte, 2 halbbehaarte Kapseln. Kein Individuum hatte ganz kahle Kapseln wie *daphnoides*. Ob das angegebene Verhältnis ein Ausdruck der Spaltung 3:1 oder vielleicht 1:1 ist, kann zufolge der geringen Individuenzahl nicht entschieden werden. Beide Verhältnisse können natürlich in  $F_2$  erwartet werden, je nach der Konstitution der ausgewählten Eltern, da Spaltung schon in  $F_1$  eintrat.

Auch in bezug auf die Farbe der Zweige und der Blätter und die Architektur der Sträucher trat Spaltung ein, die aber ganz graduell war, so dass eine Klassifizierung der Varianten nicht möglich war.

Dass also auch bei dem Bastard *viminalis*  $\times$  *daphnoides* eine Spaltung und Rekombination der Eigenschaften der Eltern eintritt und dass auch bei dieser Kreuzung die wichtigsten morphologischen Differenzen der Eltern wie Blattform, Ährenform und Narbenlänge nach einfachen mendelschen Verhältnissen gespalten werden, ist ganz klar. Der Bastard bildet folglich noch ein gutes Beispiel eines spaltenden Artbastardes, speziell da die habituelle Differenz zwischen den Arten eine genotypisch gesehen noch einfachere ist als zwischen den Arten *viminalis* und *caprea*.

### 3. *S. repens* $\times$ *aurita*.

Von der  $F_2$  dieser Kreuzung hatte ich anfangs viele Pflanzen. Da sie aber neben einer Reihe älterer Sträucher ausgesetzt wurden, wurden sie von diesen bald so stark überwuchert, dass die Mehrzahl der Pflanzen einging. Nur 5 kleine Sträucher sind noch am Leben. Sie repräsentieren alle annähernd den Typus der  $F_1$ , was ja in betracht der geringen Individuenzahl auch nicht eigentümlich ist.



## Kap. IV. Rückkreuzungen zwischen Bastard und Elter.

### 1. *S. (viminalis* $\times$ *caprea*) spont.<sup>1</sup> $\times$ *viminalis*.

Bei der Behandlung der  $F_2$  der Kreuzung *viminalis*  $\times$  *caprea* habe ich schon oben (S. 78) die Rückkreuzung (*viminalis*  $\times$  *caprea*)  $\times$  *viminalis* erwähnt. Ich habe auch gezeigt, dass eine derartige Kreuzung nur den einen Zweig der Variabilitätskurve der  $F_2$  geben kann, nämlich den, der zwischen  $F_1$  und dem bei der Rückkreuzung verwendeten Elter liegt. Die Mehrzahl der Individuen muss zwischen  $F_1$  und Elter intermediär ausfallen, was phaenotypisch den Anschein hat, als ob der Bastard teilweise in der Art übergeführt worden war. Hat man aber eine ausreichende Individuenzahl, muss man auch den primären Bastard erhalten. Dies traf tatsächlich auch in der Kreuzung (*viminalis*  $\times$  *caprea*)  $\times$  *viminalis* ein.

### 2. *S. (cinerea* $\times$ *caprea*) spont. $\times$ *cinerea*.

Der Mutterstrauch dieser Kreuzung war *caprea* so ähnlich, dass ich vermutete, dass er eine reine *caprea* war. Aber die vier Nachkommen dieser Kreuzung ähnelten *cinerea* so stark, dass es nicht bezweifelt werden kann, dass der ♀-Strauch ein Bastard *cinerea*  $\times$  *caprea* oder vielleicht eher eine Derivante dieser Kreuzung gewesen ist. Sowohl in bezug auf die Blattform, Blattgrösse, Behaarung der Blätter und Zweige als den Knospentypus waren die Sträucher kaum von *cinerea* zu unterscheiden. Nur die Blattfarbe erinnerte etwas an *caprea*. Die Nachkommen-schaft fällt also gerade so aus, wie man von einer Rückkreuzung des oben angegebenen Typus erwarten sollte.

Sehr eigentümlich war, dass sämtliche Individuen dieser Kreuzung sehr niedrig waren, obgleich beide Eltern hohe, kräftige Sträucher bildeten. Obgleich 9 Jahre alt, waren zwei Sträucher nur 60—70 cm hoch und wenig verzweigt, und zwei waren sehr kümmerliche Zwerge, nur 20 cm hoch.

<sup>1</sup> Mit der Bezeichnung »spont.« gebe ich im Folgenden an, dass ein spontaner Bastard für die Kreuzung benutzt worden ist. Die Mehrzahl der Rückkreuzungen und Bastardkreuzungen, die unten behandelt werden, wurden während der ersten Jahre meiner Versuche hergestellt, als meine artifiziellen  $F_1$ -Sträucher noch nicht geblüht hatten.

Da man in diesem Falle kaum den Zwergwuchs durch eine geringe systematische Verwandtschaft der Arten erklären kann, weil sich die Arten in der Natur stark durcheinanderkreuzen und vitale Nachkommen geben, ist wohl der Zwergwuchs so zu erklären, dass diese speziellen Sträucher Faktoren enthalten, die sich bei dem Zusammentreffen entgegenwirken. Sehr interessant ist, dass man von Arten, die gewöhnlich vollkommen vitale Nachkommen ergeben, Individuen finden kann, die bei Kreuzung Nachkommen mit stark herabgesetzter Vitalität geben. Man erhält dasselbe Resultat, als ob man systematisch als sehr fernstehend angesehene Arten gekreuzt hatte. Ich brauche nur an den oben erwähnten Bastard *viminalis*  $\times$  *fragilis* zu erinnern (S. 26). Unter Arten, die bei Kreuzung gewöhnlich eine vollkommen vitale Nachkommenschaft ergeben, also systematisch als nahestehend angesehen werden müssen, kann man also einzelne Individuen finden, die bei Kreuzung sehr winzige, zwerghafte Nachkommen geben, die in der Natur gewiss nicht existenzfähig sind. Diese Individuen müssen folglich als systematisch sehr fernstehend betrachtet werden. Biotypen innerhalb morphologisch verwandter Arten müssen also als nicht verwandt betrachtet werden, was ja die ganze systematische Auffassung *in absurdum* treibt. Die Ursache des Gelingens oder Misslingens einer Kreuzung ist gar nicht der Grad der Verwandtschaft, sondern die Natur der faktoriellen Differenzen.

### 3. *S. (cinerea* $\times$ *purpurea*) spont. $\times$ *cinerea*.

Von dieser Rückkreuzung hatte ich 12 Individuen. Sie glichen *cinerea* so stark, dass man sie für *cinerea* oder schmalblättrige Formen von *cinerea* gehalten haben sollte, falls man ihren Ursprung nicht gekannt hatte. Ganz auffällige *purpurea*-Merkmale zeigten sie nicht. Zwar waren die Blätter bei einigen Individuen lebhafter grün als bei *cinerea* oder oberseits etwas glänzend, oder unterseits spärlich behaart, oder am Rande ziemlich regelmässig gesägt, was alles auf *purpurea* deutet, und was zeigt, dass Spaltung in bezug auf diese Eigenschaften eintritt, aber diese Charaktere waren nicht so ausgeprägt, dass sie die relative Gleichförmigkeit der Nachkommenschaft bei habitueller Betrachtung störten. Die grössten Differenzen zeigten sich in bezug auf die Blattform. Während einige Individuen ganz *cinerea*-ähnliche, breite Blätter hatten, waren andere schmalblättrig in verschiedenen Gradationen, ein Individuum sogar so schmalblättrig wie  $F_1$ . Kein Individuum stimmte jedoch in bezug auf sämtliche Blattcharaktere mit  $F_1$  überein.

In bezug auf die Länge der Narben sonderten sich die Individuen in zwei ziemlich gut unterschiedene Gruppen, von denen die eine, die 7 Individuen enthielt, Narben von *cinerea*-Länge hatte, die andere, die 4 Individuen umfasste, sehr kurze Narben wie  $F_1$  hatte. Da die sehr kurzen Narben von *purpurea* über die kurzen von *cinerea* dominieren, muss bei der Rückkreuzung mit *cinerea* die Spal-

tung 1:1 erwartet werden. Die Spaltungszahl stimmt ja ziemlich gut mit dieser Erwartung überein.

In bezug auf die Farbe der Narben trat eine klar qualitative Spaltung ein.  $F_1$  hatte rote Narben, wie oft *purpurea*. Da *cinerea* nie rote Narben hat, sondern gelbe, muss  $F_1$  in bezug auf diese Eigenschaft heterozygot sein. Die Rückkreuzung muss im Verhältnis 1:1 aufspalten. Das gefundene Verhältnis zwischen Individuen mit roten und gelben Narben war 6:4, was ja eine genügende Übereinstimmung mit dem erwarteten Verhältnis ist.

#### 4. *S. purpurea* $\times$ (*purpurea* $\times$ *viminalis*) spont.

Die Nachkommenschaft dieser Kreuzung umfasste 16 Individuen. Sie ähnelten alle *S. purpurea* so stark, dass sie gar nicht von dieser Art zu unterscheiden waren. Zwar waren die Blätter etwas länger als *purpurea*-Blätter und schärfer zugespitzt, sonst glichen sie in bezug auf die Form, Sägung, Kahlheit, Blattfarbe und Ährencharaktere ganz *purpurea*.

Da der spontane Bastard *viminalis*  $\times$  *purpurea* sehr seicht gesägte und unterseits behaarte Blätter hatte, ist die scharfe Sägung und die vollkommene Kahlheit der Blätter sämtlicher Individuen der Rückkreuzung eigentümlich. Denn weil *purpurea* in bezug auf diese Eigenschaften bei sämtlichen Individuen der Rückkreuzung vollständig dominiert, sollte man natürlich erwarten, dass sie auch bei  $F_1$  dominierte. Die wahrscheinlichste Erklärung dieses Gegensatzes ist wohl, dass  $F_1$  von *viminalis*  $\times$  *purpurea* kahle Blätter und starke Sägung hat, und dass der von mir benutzte Bastardstrauch kein primärer Bastard, sondern eine Derivante der Kreuzung *purpurea*  $\times$  *viminalis* ist. Dieser Strauch entspricht aber gerade der Form, die von den Salicologen als der primäre Bastard betrachtet wird. Da ich aber den primären Bastard nicht hergestellt habe, kann ich nicht behaupten, dass er mehr *purpurea*-ähnlich ausfallen muss, als man gewöhnlich annimmt. Weil aber die Systematiker a priori ein intermediäres Aussehen des Bastards voraussetzen, ist es ja auch klar, dass sie einen Bastard nicht richtig beurteilen können, der nicht intermediär ausfällt. Nur ein Experiment kann die Frage klarlegen.

#### 5. *S. (repens* $\times$ *viminalis*) spont. $\times$ *repens*.

Die Anzahl der Individuen dieser Rückkreuzung war 9. Von diesen waren 8 mehr oder minder niederliegend und ziemlich klein, 1 fast aufrecht, recht kräftig, 1,5 m. hoch. Diese Differenz in bezug auf die Wuchsform wird von der Fig. 53 demonstriert, wo das kleinste, am meisten niederliegende Individuum (Nr. 407) und das kräftigste, fast aufrecht wachsende (Nr. 406) zusammen aufgenommen sind. Nr. 407 war weder in bezug auf die Wuchsform und Grösse noch hinsichtlich der Charaktere der Blätter von *repens* zu unterscheiden. Noch vier Individuen kamen

*repens* sehr nahe. Auch Ind. 406 hatte keine Charaktere, die auf *viminialis* hinzeigten. Zwar war sein Wuchs fast aufrecht und der Strauch kräftig, aber dergleichen Individuen sieht man oft von *S. repens*, wo diese Art in Strauchbeständen eingeht. Die Architektur des Strauches erinnerte auch gar nicht an *viminialis*, sondern war ebenso wie die Behaarung und Farbe der Zweige ganz *repens*-ähnlich. Die Blätter waren gross, breit, oval-elliptisch, unterseits dicht seidenhaarig, oberseits auch stark behaart, so dass sie grau erschienen. Der Strauch glich in bezug auf die Behaarung der Blätter der *repens*-Form, die *argentea* genannt wird. Wenn auch Ind. 406 in bezug auf mehrere Charaktere von dem kleinblättrigen, kriechenden Durch-



Fig. 53. Geschwisterindividuen der Kreuzung (*repens*  $\times$  *viminialis*)  $\times$  *repens*.

schnittstypus abwich, zeigte es anderseits keine Eigenschaften, die nicht innerhalb der Variabilität von *S. repens* fallen, wie die Grenzen dieser Art von den Salicologen gewöhnlich gezogen werden. Eine andere Frage ist natürlich, ob nicht die hochwüchsigen, grossblättrigen Typen von *repens*, die man in der Natur findet, neue Kombinationstypen der Eigenschaften von *repens* und *viminialis* sind, die phänotypisch extravagant ausfallen. Ich halte diese Annahme für sehr wahrscheinlich. Eine grosse  $F_2$  von *repens*  $\times$  *viminialis* konnte natürlich leicht diese Frage entscheiden.

Die restierenden 3 Individuen der Rückkreuzung waren in verschiedenen Graden zwischen  $F_1$  und *repens* intermediär. Ein Individuum hatte lange, recht grosse Blätter, die fast ganz das Aussehen der  $F_1$ -Blätter hatten. Der Strauch

war aber stärker niederliegend als  $F_1$ . Die übrigen zwei bezeichneten Gradationen zwischen  $F_1$  und *repens* in bezug auf die Blattform. Das eine dieser Individuen hatte auch oberseits stark behaarte Blätter wie 406.

In bezug auf die Narbenlänge glich nur ein Individuum  $F_1$ , indem es recht lange Narben hatte, während 4 kurze *repens*-Narben hatten. Da *viminalis* in bezug auf diese Eigenschaft über *repens* prävaliert, sollte man eine Spaltung 1:1 erwarten.

Von dieser Rückkreuzung habe ich auch eine  $F_2$  aufgezogen. 1911 wurde nämlich eine Kreuzung zwischen den oben erwähnten Individuen 406 und 407 angeführt.

**$F_2$  der Rückkreuzung (*repens*  $\times$  *viminalis*) spont.  $\times$  *repens*.**

Von dieser  $F_2$  hatte ich nur 10 Individuen. Neun dieser Individuen kombinierten auf verschiedene Weisen die Eigenschaften der Eltern, fielen also alle innerhalb der Variation der *S. repens*. Nur ein Individuum war ganz kriechend wie 407 und glich auch in bezug auf die Blätter diesem Individuum. Zwei Sträucher wuchsen fast aufrecht wie 406. Die übrigen bezeichneten in bezug auf die Wuchsform verschiedene Gradationen zwischen den Elterntypen. Die Grossblättrigkeit und die graue Behaarung spalteten unabhängig von dem aufrechten Wuchs. Formen, die sich den *repens*  $\times$  *viminalis*-ähnlichen Individuen der Elterngeneration näherten, traten nicht in  $F_2$  auf.

Unter den Nachkommen erschien aber ein Individuum, das ausserordentlich stark extravagant war. Es wich von den Eltern und auch von den Arten *repens* und *viminalis* so stark ab, dass man einen Ursprung aus diesen Arten gar nicht vermuten sollte. Seine systematische Verwandtschaft wäre wohl, falls es wildwachsend angetroffen worden wäre, nie aufgeklärt werden können. Sicher ist indessen, dass es nach seinem morphologischen Aussehen der *Amerina*-Gruppe und einer der Arten *alba* oder *babylonica* zugeführt worden wäre, also der *Salix*-Gruppe, die nach systematischer Auffassung von der Mehrzahl der *Salix*-Arten stark abweicht und fast gattungsverschieden ist, weil die Arten dieser Gruppe mit den übrigen *Salix*-Arten nicht gekreuzt werden können oder eine nicht lebensfähige Nachkommenschaft ergeben (vgl. S. 27).

Dieser Fall erinnert an einige von DAVIS und LOTSY bei den Gattungen *Oenothera* und *Antirrhinum* gefundene Resultate. Bei der Kreuzung von *Oenothera franciscana* und *O. biennis* erhielt DAVIS<sup>1</sup> in  $F_2$  eine Pflanze, die eine auffallende Übereinstimmung mit der umstrittenen *O. Lamareckiana* zeigte. Sie wird deshalb von ihm *O. neo-Lamareckiana* genannt. Noch auffallender war ein von BAUR und LOTSY<sup>2</sup> bei *Antirrhinum* erhaltenes Resultat. Bei der Kreuzung der Arten *A. glutinosum*

<sup>1</sup> DAVIS, B. M., *Oenothera neo-Lamareckiana*, hybrid of *O. franciscana* Bartlett  $\times$  *O. biennis* Linnaeus. — American Naturalist, Vol. 50, 1916, p. 688.

<sup>2</sup> LOTSY, J. P., *Antirrhinum rhinanthoides* mibi. — Archives Néerlandaises des sciences exactes et naturelles, Sér. 3 B, T. 3, 1916, p. 195.

und<sup>1</sup> *majus* wurde in  $F_2$  eine Form erhalten, die mehr an *Rhinanthus* als an *Antirrhinum* erinnerte, also einer ganz anderen Gattung als der der Stammarten zugeführt werden musste. Um den ausserordentlich grossen phaenotypischen Unterschied von den Stammarten und ausserdem die Richtung der Variation hervorzuheben, nenne ich das extravagante Individuum der  $F_2$  von *S. (repens*  $\times$  *viminalis)*  $\times$  *repens* *S. amerinoides*. Durch eine Beschreibung werde ich die grosse Übereinstimmung in mehreren Eigenschaften mit *S. babylonica* zeigen.

*S. amerinoides*.

Das habituelle Aussehen des Strauches zeigt Fig. 54.

Der einzige Charakter, der an *repens* erinnerte, war die Wuchsform. Er war 1917 nur 0,5 m. hoch, obgleich 6 Jahre alt, und nicht höher als die Schwester-

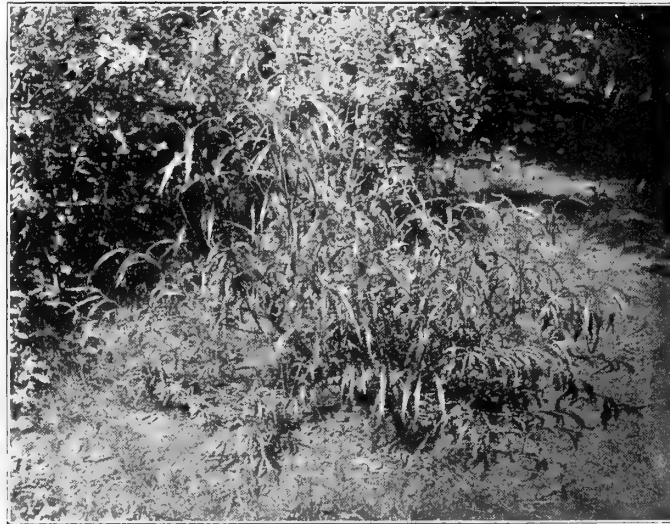


Fig. 54. *S. amerinoides*. Extravagantes  $F_2$ -Individuum aus der Kreuzung (*repens*  $\times$  *viminalis*)  $\times$  *repens*. Vgl. Fig. 53, wo die Eltern abgebildet sind.

individuen. Die Stämme hatten im unteren Teil eine niederliegende Tendenz, waren dann winkelförmig gebogen und wuchsen aufrecht.

Die Zweige waren lang, sehr schlank, noch dünner als *repens*-Zweige, fast kahl, glänzend rotbraun. In bezug auf diese Charaktere erinnerte der Strauch an die grazilsten Formen von *S. purpurea*.

Sehr eigentümlich waren die Blätter. Sie waren lang wie *viminalis*-Blätter und schwach sichelförmig überhängend, was sehr gut aus Fig. 54 hervorgeht. Aber nur in bezug auf die Länge stimmten sie mit *viminalis* überein. Schon die Blattform war eine andere als bei dieser Art. In der Mitte waren sie etwas breiter als *viminalis*-Blätter, verjüngten sich allmählich gegen die Spitze und auch gegen die Basis. Die Spitze war ganz pfriemenförmig ausgezogen, noch länger und

schärfer als bei *viminalis*. An der Basis waren sie auch stark verschmälert und gingen ganz allmählich in den Stiel über, was bei *viminalis* nicht der Fall ist. Die Blattfarbe war auch keine *viminalis*-Farbe. Denn *viminalis* hat dunkelgrüne Blätter. *Amerinoides* hatte aber oberseits eine lichtgrüne oder meergrüne, ins Graue hinüberspielende Blattfarbe, unterseits eine grau- bis weissgrüne, alles Charaktere, die an *babylonica* erinnern. Oberseits waren sie glanzlos, während die *viminalis*-Blätter etwas glänzend sind. Die Behaarung war unterseits ziemlich spärlich, und die Haare waren glänzend, vorwärts gerichtet und dem Blatte so stark angedrückt, dass sie nur bei Biegung des Blattes deutlich hervortraten. Dieser Typus der Behaarung ist für *S. alba*, aber nicht für *viminalis* oder *repens* charakteristisch, die zwar auch vorwärts gerichtete Haare haben, welche aber kürzer und nicht so stark angedrückt sind. Die ganz extravaganten Charaktere der Blätter waren, dass der Rand dicht und scharf von glandelführenden Zähnen gesägt war, dass der Blattstiel auch einige Drüsen hatte und dass die Oberseite des Blattes von Harzdrüsen fein und dicht punktiert war. Sämtliche diese Eigenschaften sind für die Arten der Gruppe *Amerinae* sehr charakteristisch, während sie sämtlichen anderen Arten fehlen, also auch den wahren Elternarten der *S. amerinoides*.

Der Strauch hat nicht geblüht. Sehr interessant wäre es natürlich zu wissen, ob die charakteristischen Merkmale der *Amerinae* in bezug auf die Blätter auch von Merkmalen dieser Gruppe in bezug auf die Blütencharaktere begleitet sind.

Von den *Amerinae* erinnerte *S. amerinoides* am meisten an *S. babylonica*. Denn sowohl die Blattform als die Blattfarbe war auffallend dieser Art ähnlich. Auch die sehr dünnen, langen Zweige zeigten auf diese Art hin. Sie waren aber, trotz ihres schlanken Wuchses, jedoch ganz aufrecht, nicht hängend wie bei *babylonica*. Die Behaarung der Blätter glich aber *S. alba*, der Wuchs erinnerte an *S. repens*, die sehr langen Blätter an *S. viminalis*, die Farbe der Zweige an *S. purpurea*. Die hängenden Blätter bildeten einen ganz eigenartigen Charakter des Strauches. Es leuchtet wohl aus dieser Beschreibung ein, dass ein Salicolog Schwierigkeiten genug gehabt haben sollte, falls er die Herkunft dieses Strauches zu bestimmen versucht hätte. Es ist ja auch offenbar, dass sein Versuch ganz gescheitert haben musste.

Es ist ja selbstverständlich, dass ich, da der Strauch in schroffster Weise von den Eltern und den Geschwistern abweicht, die Möglichkeit überwogen habe, ob er nicht das Resultat eines Versuchsfehlers sein könne. Entweder wäre dann auf eine ungewollte Einmischung eines Pollenkornes einer Art der *Amerinae* bei der Kreuzung oder eine Beimischung eines Sames einer dieser Arten bei der Aussaat der Samen. Die erste Alternative ist ganz ausgeschlossen, weil ich 1911, als die Kreuzung ausgeführt wurde, bei meinen Experimenten keine Art der *Amerinae*

verwendete. Da die *Amerinae* mindestens 14 Tage später blühen<sup>1</sup> als (*repens* × *viminalis*) × *repens*, ist auch jedes Zuführen von Pollen der *Amerinae* aus diesem Grunde undenkbar. Auch waren natürlich die Ähren des ♀-Elters gebeutelt, und ich habe nicht notiert, dass die Tüte zerrissen war, was ich sonst immer getan habe, weil die Nachkommenschaft von dergleichen Kreuzungen nicht aufgezo- gen wurde. Hierzu kommt, dass Kreuzungen zwischen den *Amerinae* und *repens* oder *viminalis* entweder gar nicht gelingen oder nicht vitale Pflanzen ergeben. Auch möchte erwähnt werden, dass *S. babylonica*, welcher Art *S. amerinoides* am meisten gleicht, bei uns nur weiblich vorkommt, weshalb ihr *alibi* ja klar ist. — Ebenso ungereimt wird jede Annahme einer Einmischung von einem Samen der *Amerinae*. Denn wie sind dann die Einschlüge der *repens*- und *viminalis*-Charaktere des Strau- ches zu erklären? Und die Kreuzungen, die Samen für eine postulierte Einmi- schung geliefert haben könnten, gelingen ja nicht. Dass also *S. amerinoides* tat- sächlich das Resultat der Spaltung der Kreuzung, in der sie auftrat, ist, kann nicht bezweifelt werden. Hierfür ist ja der noch morphologisch sichtbare Einschlag der Grosseltern der Kreuzung der beste Beweis.

Mit dem oben erwähnten *Antirrhinum rhinanthoides* stimmt *S. amerinoides* in der Hinsicht überein, dass beide morphologische Charaktere von Arten zeigen, die nicht mehr mit den Stammarten der extravaganten Typen gekreuzt werden können. Denn die *Antirrhinum*-Arten können gewiss nicht mit Erfolg mit den *Rhinanthus*-Arten gekreuzt werden. Und *S. babylonica* kann — nach den schon mit *alba* und *fragilis* ausgeführten Kreuzungen zu schliessen (vgl. S. 27) — gewiss nicht mit *repens* gekreuzt werden und gibt, mit *viminalis* gekreuzt, sicherlich keine lebens- fähige Nachkommenschaft. Dies zeigt ja klar, dass fundamentale Artmerkmale, die man für einen grossen phylogenetischen Schritt hält und für deren Herausedifferenzieren man lange Zeiträume voraussetzt, durch eine einzige Kreuzung hervorgerufen werden können und aus Arten gebildet werden, die selbst gar keine morphologische Andeutung dieser Merkmale zeigen.

#### 6. *S. repens* × (*repens* × *viminalis*) spont.

Von dieser Rückkreuzung hatte ich nur ein einziges Individuum. Es war sehr *repens*-ähnlich. Die Zweige waren kriechend und die Blätter klein, von dem Durchschnittstypus der *S. repens*. Die Narben waren *repens*-kurz.

### Zusammenfassung.

Sämtliche Rückkreuzungen bestätigen die nach der Theorie der Mendelspaltung gemachte Annahme, dass die Variabilität einer Rückkreuzung nur Nachkommen ergeben kann, die zwischen  $F_1$  und

<sup>1</sup> Um also diese Arten bei meinen Kreuzungen verwenden zu können, musste ich Zweige der Arten im Gewächshaus austreiben.



dem bei der Rückkreuzung verwendeten Elter liegen, aber keine, die sich dem anderen Elter nähern. Auch das erwartete Resultat, dass die Mehrzahl der Individuen zwischen  $F_1$  und dem rückgekreuzten Elter intermediär ausfallen müssen, sich also diesem Elter phaenotypisch stark nähern müssen, trat ein. Als Extreme wurden auch die primären Bastarde oder annähernd diese Typen bei sämtlichen Kreuzungen erhalten, wo die Individuenzahl eine nicht gar zu kleine war.

---

## Kap. V. Kreuzungen zwischen einem primären Bastard und einer dritten Art.

### 1. *S. (viminalis* $\times$ *caprea*) spont. $\times$ *cinerea*.

WICHURA hat mehrmals den Versuch gemacht, diesen Bastard herzustellen was ihm aber nicht gelungen ist. Er vermutet aber, dass *S. dasyclados* der Salicologen, eine Art, die an *viminalis*  $\times$  *caprea* erinnert, aber längere Blätter und dicht grau- oder schwarzfilzige Zweige hat, dieser Verbindung entsprechen dürfe. Von der Kreuzung hatte ich 12 Individuen. Sie zeigten unter sich eine grosse Variabilität, aber keines der Individuen glich oder näherte sich *S. dasyclados*.

Sehr auffallend und mir anfangs ganz unverständlich war, dass ein in bezug auf die Blattform ganz typischer *caprea*-Strauch und ausserdem Formen, die an *aurita*  $\times$  *cinerea* oder schmalblättrige *cinerea*-Formen stark erinnerten, unter den Nachkommen der Kreuzung auftraten. Da *caprea*-Gameten von *viminalis*  $\times$  *caprea* gebildet werden, konnte man wohl *caprea*  $\times$  *cinerea* aus der Kreuzung erwarten, aber nicht *caprea* oder *cinerea*.

Durch die oben angenommene faktorielle Konstitution der Blattform von *S. caprea* (S. 71) ist indessen auch das phaenotypisch gesehen sehr eigentümliche Resultat der Kreuzung (*viminalis*  $\times$  *caprea*)  $\times$  *cinerea* ganz verständlich. Für *caprea* habe ich oben angenommen, dass zwei Faktoren,  $C_1$  und  $C_2$ , die Blattbreite bedingen, von denen  $C_2$  eine Verbreiterung des oberen Teiles des Blattes bewirkte. Zusammen gaben sie die spezielle *caprea*-Form, wo die Blätter in der Mitte am breitesten sind und sowohl Basis als Spitze stark abgerundet sind. Da die Blätter von *S. cinerea* oberhalb der Mitte am breitesten sind, muss die Blattform dieser Art von einem Faktor dirigiert werden, der eine mit  $C_2$  gleichsinnige Wirkung hat. Da er aber kaum mit  $C_2$  identisch sein kann, nenne ich ihn im Folgenden  $C_3$ . Was nun geschehen muss, falls *viminalis*  $\times$  *caprea* mit *cinerea* gekreuzt wird, zeigt folgendes Spaltungsschema. *Viminalis*  $\times$  *caprea* spaltet natürlich wie ich oben angenommen habe auf, *cinerea* bildet  $C_3$ -Gameten. In den Rechtecken ist das phaenotypische Aussehen der Nachkommen nur mit der Artbezeichnung angegeben. Die erwartete Anzahl ist in sämtlichen Klassen die gleiche, die gefundene ist in einer Kolumne unter den Spaltungsklassen angegeben.

	$C_1C_2C_3V$	$C_1C_2C_3v$	$C_1c_2C_3V$	$c_1C_2C_3V$	$C_1c_2c_3v$	$c_1C_2c_3v$	$c_1c_2C_3V$	$c_1c_2c_3v$
$c_1c_2C_3v$	vim. $\times$ capr., breit und grossblättrig	Caprea $\times$ cinerea	viminalis $\times$ caprea	aurita $\times$ cinerea $\times$ viminalis	caprea	aurita $\times$ cinerea	viminalis $\times$ cinerea	cinerea, schmal- blättrig
Gefundene Anzahl	2	2	3	1	1	2	0	1

Die gemachte Annahme der faktoriellen Konstitution der Komponenten der Kreuzung erklärt auffallend gut die phaenotypisch sehr sonderbare Variabilität der Nachkommenschaft.

Die extravaganten Typen *caprea*, *cinerea* und *aurita*  $\times$  *cinerea* müssen in der Nachkommenschaft auftreten, weil die beiden *caprea*-Faktoren unabhängig spalten, und weil einer dieser Faktoren eine *aurita*-ähnliche Form der Blätter bedingt. Denn eine der 8 Gameten von *viminalis*  $\times$  *caprea* enthält nur  $C_1$ . Bei der Kreuzung mit *cinerea* wird aber dieser Faktor mit  $C_3$  kombiniert, der eine phaenotypisch gleichsinnige Wirkung wie  $C_2$  hat. Folglich wird die *caprea*-Form synthetisiert. Da aber die Faktoren in der Zygote einfach repräsentiert sind, müssen die Blätter schmaler und kleiner als *caprea*-Blätter sein. Das *caprea*-ähnliche Individuum der Nachkommenschaft war auch kleinblättrig. Eine andere der 8 Gameten enthält nur  $C_2$ . Da dieser Faktor mit  $C_3$  kombiniert wird, muss ein Individuum gebildet werden, das *cinerea*- und *aurita*-Eigenschaften zeigt, aber nicht mehr *caprea*- oder *viminalis*-Aussehen hat. Zwei Individuen der Nachkommenschaft repräsentierten auch diesen Typus. Endlich muss einer Gamete sämtliche sowohl *viminalis*- als *caprea*-Faktoren fehlen. Falls diese mit einer  $C_3$ -Gamete kombiniert wird, muss *cinerea* gebildet werden, aber eine klein- und schmalblättrige Form dieser Art. Ein Individuum der Nachkommenschaft entsprach auch genau diesem Typus.

Auch sämtliche übrige erwartete Phaenotypen traten auf, *cinerea*  $\times$  *viminalis* ausgenommen. Da aber die Anzahl der Kombinationen 8 ist, die Anzahl der Individuen nur 12, ist das Ausbleiben eines Typus nicht eigentümlich.

Falls  $C_3$  eine mit  $C_2$  ganz identische Wirkung hätte, so müsste die Kombination  $C_1C_3V$  ganz denselben Phaenotypus wie der primäre Bastard *viminalis*  $\times$  *caprea* repräsentieren. Das war aber nicht der Fall. Die Sträucher dieses Typus hatten bedeutend breitere Blätter als  $F_1$  von *viminalis*  $\times$  *caprea*. Dies trat auch bei den übrigen Kombinationen ein, wo  $C_1$ ,  $C_3$  und  $V$  zusammentrafen, weshalb die Blätter dieser Typen grösser erschienen als die der entsprechenden Phaenotypen von *viminalis*  $\times$  *caprea*.  $C_3$  hat wohl deshalb eine stärkere Breitewirkung als der entsprechende Faktor  $C_2$  von *caprea*, jedenfalls wenn er mit dem Faktor  $V$  kombiniert wird. Sonst stimmten die gefundenen Phaenotypen mit den erwarteten gut überein. Interessant war besonders die Kombination  $C_2C_3V$ , die lange Blätter von gemischtem *cinerea*- und *aurita*-Aussehen hatte, die oberhalb der Mitte am breitesten waren und abgestumpfte Spitze hatten. Die

Kombination  $C_1C_2C_3V$  glich sehr viel gewissen der breitblättrigsten Typen der  $F_2$  von *viminalis*  $\times$  *caprea*.

Das sonderbare phaenotypische Aussehen der Nachkommenschaft von (*viminalis*  $\times$  *caprea*)  $\times$  *cinerea* wird also durch meine oben aufgestellte Theorie der faktoriellen Spaltung von *viminalis*  $\times$  *caprea* völlig und einfach erklärt, was folglich auch diese Theorie noch mehr erhärtet.

Die Kreuzung ist auch für eine Diskussion über die Frage, ob man aus morphologischer Ähnlichkeit auch auf phylogenetische Verwandtschaft schliessen kann, sehr geeignet. Das Auftreten von Phaenotypen wie die erwähnten *aurita*  $\times$  *cinerea*-ähnlichen oder die schmalblättrigen *cinerea*-Formen zeigt ja klar, wie fraglich ein derartiger Schluss sein wird. Denn diesen Formen und mehreren anderen der betreffenden Nachkommenschaft würde man natürlich eine ganz andere und unter sich sehr verschiedene Herkunft zugesprochen haben als aus (*viminalis*  $\times$  *caprea*)  $\times$  *cinerea*, falls man sie wildwachsend angetroffen hätte.

Die Kreuzung zeigt auch in extremer Weise, wie grundfalsch die speziell bei den Systematikern noch fest eingerottete Ansicht ist, dass die Gestalt zusammengesetzter Artbastarde einfach nach Bruchteilen des Gesamtaussehens der Komponenten bestimmt werden könnte. Falls *viminalis* und *caprea* gekreuzt werden, wird das Aussehen des Bastards  $\frac{1}{2}$  *viminalis*,  $\frac{1}{2}$  *caprea*. Wird nun dieser Bastard mit *cinerea* gekreuzt, erhält man einen Bastard, der so zusammengesetzt ist:  $\frac{1}{4}$  *caprea*,  $\frac{1}{4}$  *viminalis*,  $\frac{1}{2}$  *cinerea*. Wie man sich nun phaenotypisch einen derartigen Bastard vorstellt, zeigt WICHURAS Ansicht, dass *S. dasyclados* diesem zusammengesetzten Bastard entspreche. Keine der Nachkommen meiner artifiziellen diesbezüglichen Kreuzung stimmte aber mit *S. dasyclados* überein. Da sie weiter unter sich sehr verschieden waren, ist natürlich der Wert einer derartigen Richtschnur für die Bestimmung komplizierter Bastarde gleich Null. Dem Versuch der Systematiker, die Abstammung einer komplizierten Bastardform zu deuten, kann also absolut kein **phylogenetischer Wert** zugemessen werden, weil morphologische Ähnlichkeit gar nicht Verwandtschaft voraussetzt. Man kann also einen wildwachsenden Strauch, der *S. aurita* und *S. cinerea* gleicht, als eine Kreuzung *aurita*  $\times$  *cinerea* bestimmen. Aber er kann ebensogut aus einer Kreuzung (*viminalis*  $\times$  *caprea*)  $\times$  *cinerea* abstammen. Nicht einmal über die Phylogenie der Formen, die zwischen zwei Arten intermediär sind, kann man sich deshalb mit Sicherheit äussern. Die »Deutungen« eines Bastards der Floristen und Systematiker mögen ja als noch so scharfsinnig betrachtet werden; wenigstens wenn es Gattungen gilt, wo die Arten sich gegenseitig leicht kreuzen, haben sie nur Kuriositätswert. Dies beweist ja die Kreuzung (*viminalis*  $\times$  *caprea*)  $\times$  *cinerea* mit aller Schärfe.

## 2. (*viminalis* $\times$ *caprea*) spont. $\times$ *aurita*.

Von dieser Verbindung hatte ich nur sieben Individuen. Von diesen glichen 3 *aurita*, 1 schien ein Bastard *aurita*  $\times$  *caprea* zu sein. Das Auftreten so

vieler *aurita*-ähnlichen Sträucher war auffallend. Aber auch diese Eigentümlichkeit wird durch die angenommene Theorie der faktoriellen Konstitution von *viminialis*  $\times$  *caprea* erklärt. Ich habe oben angenommen, dass von den *caprea*-Faktoren  $C_1$  und  $C_2$  die letzte *aurita*-Form der Blätter bewirkte, oder jedenfalls eine Blattform, die dieser sehr ähnlich war. *Aurita* hat deshalb auch  $C_2$  oder einen Faktor, der ungefähr dieselbe Wirkung wie  $C_2$  hat. Die Spaltung muss deshalb so ausfallen, wie folgendes Schema zeigt.

	$C_1C_2V$	$C_1C_2v$	$C_1c_2V$	$c_1C_2V$	$C_1c_2v$	$c_1C_2v$	$c_1c_2V$	$c_1c_2v$
$c_1C_2v$	<i>aurita</i> $\times$ <i>caprea</i> $\times$ <i>viminialis</i>	<i>aurita</i> $\times$ <i>caprea</i>	<i>caprea</i> $\times$ <i>viminialis</i>	<i>aurita</i> $\times$ <i>viminialis</i> , breitblättrig	<i>caprea</i> , klein- und schmal- blättrig	<i>aurita</i>	<i>aurita</i> $\times$ <i>viminialis</i>	<i>aurita</i> , klein- und schmal- blättrig
Gefundene Anzahl	2	1	0	1	0	2	0	1

Die Übersicht zeigt, dass die vorausgesetzte Spaltung sowohl *aurita* als *aurita*  $\times$  *caprea* ergeben muss. Sie traten auch auf. Sie fordert auch das Auftreten von *viminialis*  $\times$  *caprea* und *viminialis*  $\times$  *aurita*. Da ich aber nur 7 Individuen hatte, aber 8 Kombinationen möglich sind, kann man nicht erwarten, dass sämtliche realisiert werden sollen. Auch die *caprea*-ähnliche Form blieb aus. Dass aber auf 7 Individuen 5 der erwarteten Phaenotypen realisiert wurden, muss als eine gute Übereinstimmung mit der Erwartung betrachtet werden.

Von systematischem Gesichtspunkte ist ja die Nachkommenschaft zwar nicht so paradoxal wie die von (*viminialis*  $\times$  *caprea*)  $\times$  *aurita*, aber bietet jedoch eine grosse Variabilität, genügend um die Auffassung der »Viertel-Vererbung« zu widerlegen.

Ein sehr auffälliges Aussehen hatten die Blätter des Typus, der von der vermuteten Konstitution  $C_2C_2V$  war. Hier ist der *aurita*-Faktor homozygot, *viminialis* heterozygot. Für *S. aurita* ist es sehr charakteristisch, dass die Blattspitze zurückgekrümmt ist. Bei dem primären Bastard *viminialis*  $\times$  *aurita* war die Spitze nur sehr schwach zurückgekrümmt. Bei dem obenerwähnten Individuum war aber nicht nur die Blattspitze zurückgekrümmt, sondern das Blatt war sichelförmig gebogen, d. h. die Zurückkrümmung umfasste das halbe Blatt. Sie war deshalb stärker als bei *aurita*. Da aber die homozygoten (doppelten) Faktoren hier auf ein langes Blatt, bei *aurita* auf ein kurzes und breites wirken, ist dies auch verständlich. Die sichelförmige Biegung ist wohl deshalb nur als eine Folgeerscheinung der Spaltung der Faktoren  $C_2$  und  $V$  zu betrachten.

### 3. (*cinerea* $\times$ *purpurea*) spont. $\times$ *caprea*.

Als ich diesen Bastard herstellte, war es mit der Absicht, die Behauptung von WICHURA zu kontrollieren, ob ein Bastard, der mit Artpollen befruchtet wird, eine nicht variable, sondern konforme Nachkommenschaft gibt. Ich zog deshalb eine

grosse Anzahl von Pflanzen auf, so dass ich von dieser Kreuzung jetzt 100 Individuen habe.

Dass aber gar nicht von einer Gleichförmigkeit der Nachkommen die Rede sein kann, zeigte sich bald. Sowohl in bezug auf die Architektonik als die Blattform und die Ährencharaktere trat eine phaenotypisch gesehen sehr in die Augen fallende Spaltung ein. Übrigens haben ja die schon oben behandelten Bastarde (*viminalis*  $\times$  *caprea*)  $\times$  *cinerea* und (*viminalis*  $\times$  *caprea*)  $\times$  *aurita*, wo auch Artpollen bei der Kreuzung verwendet worden ist, zu voller Evidenz die Auffassung von WICHURA widerlegt.

Durchschnittlich betrachtet war jedoch der Kreuzung (*cinerea*  $\times$  *purpurea*)  $\times$  *caprea* in bezug auf die Blattform weniger variabel als die letzterwähnten Kreuzungen. Dies beruht aber gewiss darauf, dass die *caprea*-Faktoren hier nicht spalten, weiter darauf, dass sie mit dem *cinerea*-Faktor kombiniert werden, der eine gleichsinnige Wirkung wie diese Faktoren hat. Hierzu kommt, dass *caprea* in bezug auf die Blattgrösse und grösstenteils auch in bezug auf die Blattform über *purpurea* dominiert (vgl. S. 17). Alle diese Tatsachen wirken zusammen, um eine faktoriell verursachte durchschnittliche Gleichförmigkeit der Nachkommen hervorzurufen. Von den 94 in bezug auf die Blattform beurteilbaren Sträuchern hatten auch 62 *caprea*-ähnliche oder fast *caprea*-ähnliche Blätter. In bezug auf die Blattfarbe, Behaarung und Ausformung des Blattrandes waren aber auch diese Individuen sehr variabel. Auch hatten einige die grösste Breite schwach oberhalb der Mitte. Mehr markiert war dieser Charakter bei 8 anderen Individuen, die sich also in bezug auf die Blattform mehr *cinerea* näherten.

Eine sehr auffallende Gruppe bildeten 11 Individuen, die sehr kleinblättrig waren, kaum mehr als die halbe Grösse der *caprea*-Blätter aufzeigten. Einige hatten Blätter von *caprea*-Form, andere waren auch schmalblättrig.

Eine andere Gruppe von 5 Individuen war durch lange und schmale Blätter ausgezeichnet, die jedoch nicht so schmal als *purpurea*-Blätter waren.

Endlich bildeten 6 Individuen eine Gruppe, die besonders dadurch interessant waren, dass sie an *phylicifolia* erinnerten. Sie wären wohl als Bastarde *phylicifolia*  $\times$  *caprea* oder *phylicifolia*  $\times$  *cinerea* bestimmt worden, falls man sie wildwachsend angetroffen hätte. Die Blätter waren etwas kleiner als *caprea*-Blätter, oberseits stark glänzend, wie gefirnisst, unterseits blaugrün-blauweiss, ganz kahl, am Rande seicht gesägt. Die Jahrestriebe waren glänzend braunrot, kahl; Blattstiele und Knospen rotgefärbt. Es scheint also, als ob die *caprea*- und *purpurea*-Eigenschaften in gewissen Verbindungen einen *phylicifolia*-ähnlichen Blattformtypus synthetisieren könnten. Da ich aber keine faktorielle Analyse von *purpurea* ausgeführt habe, kann ich auf die genotypische Natur dieser Typen nicht näher eingehen.

Zwei Sträucher waren in der Hinsicht eigentümlich, dass die Oberseite der Blätter stark runzelig war. Sie erinnerten in bezug auf diese Eigenschaft an *aurita*, zeigten aber sonst keine Eigenschaften dieser Art.

Ich habe oben nur sehr grob die phaenotypische Variabilität der Blätter skizziert. Ihre detaillierte Ausformung bot noch manche Verschiedenheiten dar. Auch in bezug auf die Behaarung und die Randcharaktere waren die Individuen sehr different. Zwischen Individuen, die ebenso dicht filzhaarige Blätter wie *caprea* oder ganz kahle wie *purpurea* hatten, waren viele Gradationen zu sehen. Die Mehrzahl der behaarten Individuen verkahlten im Spätherbst stark.

Sehr variabel war auch die Ährenform. *Caprea* hat kurze, dicke Ähren, *purpurea* recht lange, sehr schmale, *cinerea* nähert sich in bezug auf die Ährenform *caprea*, aber hat etwas schmalere Ähren. Besser als jede Beschreibung veranschau-



Fig. 55. Differenzen in bezug auf die Länge und Dicke der Ähren einiger Individuen der Kreuzung (*cinerea*  $\times$  *purpurea*)  $\times$  *caprea*.

licht Fig. 55 die Differenzen in bezug auf die Ährenlänge und Ährendicke. Auch die Differenz der Beblätterung der Ährenstiele geht aus dieser Figur hervor. Die Individuen mit stark beblätterten Ährenstielen sind interessant, weil sowohl *caprea* als *purpurea* nur sehr winzige Blätter an der Basis der Ähren hat, und weil *cinerea* auch schwach beblätterte Ähren hat. Die Individuen mit stark beblätterten Ährenstielen transgredieren also die Grenzen der Arten. Um diese Differenz noch schärfer hervorzuheben, habe ich die extremsten Individuen noch einmal in grösserer Skala in Fig. 56 demonstriert.

Auch in bezug auf die Narbenlänge und die Länge der Kapselstiele trat Spaltung ein (*caprea* und *cinerea* haben lange Kapselstiele und mittellange Narben, *purpurea*

sehr kurze Narben und fast ungestielte Kapseln). Sie war aber rein graduell, weshalb eine Klassifizierung der Varianten nicht möglich war.

Die Farbe der Narben spaltete aber qualitativ in dieser Kreuzung und auch ganz unabhängig von den Blattcharakteren. Einige



Fig. 56. Differenz der Beblätterung der Ährenstiele zweier Individuen der Kreuzung (*cinerea*  $\times$  *purpurea*)  $\times$  *caprea*.

Individuen hatten rote oder purpurfarbige Narben wie *purpurea*, andere gelbe wie *caprea* und *cinerea*. Da *cinerea*  $\times$  *purpurea* heterozygot rot sein muss, und da sie mit der rezessiv gelben *caprea* zurückgekreuzt wird, hat man die Spaltung 1:1 zu erwarten. Die gefundenen Zahlen für die 90 blühenden ♀-Individuen waren 34:56. Sie weichen ja vom erwarteten Verhältnis 45:45 stark ab, nähern sich mehr einer Spaltung 1:2. Man hat also ein Defizit an Dominanten. Ein ähnliches Defizit hat man auch in bezug auf die Dominanten bei den oben erwähnten Kreuzungen *cinerea*  $\times$  *phyllicifolia* und *viminialis*  $\times$  *daphnoides* hinsichtlich der Spaltung der Behaarung der Kapseln (S. 22 u. 24). Auch in einer später zu erwähnenden Kreuzung, nämlich (*cinerea*  $\times$  *purpurea*)  $\times$  (*purpurea*  $\times$  *viminialis*), tritt ein Defizit an Dominanten ein. Hier sollte man die Spaltung 3:1 erwarten, aber die gefundene war 10:10, also 1:1. Hier möchte ich noch an die oben erwähnte Spaltung der Narbenlänge bei  $F_2$  von *viminialis*  $\times$  *caprea* erinnern, die auch qualitativ war. (S. 67). Erwartet ist auch hier die Spaltung 3:1, gefunden aber 17:17, also 1:1. Sämtliche diese

Spaltungen geben also ein Defizit an Dominanten, weshalb dieses kein zufälliges sein kann. Ob aber diese Abweichung darauf beruht, dass die Spaltung keine monohybride, sondern eine faktoriell komplizierte ist, oder ob eine Eliminierung der einen Art der alternativen Gameten stattfindet, in Übereinstimmung mit der von



NILSSON-EHLE<sup>1</sup> für die *speltoiden* Formen von *Triticum sativum* neulich gemachten Annahme, oder ob endlich vielleicht eine Reduplikation der einen Art der alternativen Gameten stattfindet, wie ich<sup>2</sup> in gewissen Fällen für die Spaltung der Rotnervigkeit bei *Oenothera* angenommen habe, lässt sich bei dem geringen Material nicht entscheiden. Ich möchte nur darauf hinzeigen, dass eine angenommene Reduplikation der Gameten R (rote Narben) und r (gelbe Narben) in dem Verhältnis, auf das die hier behandelte faktorielle Rückkreuzung deutet, nämlich 1: 2 (statt 1: 1), auch die oben erwähnten gleichartig abweichenden  $F_2$ -Spaltungen erklärt. Denn werden die Gameten bei  $F_1$  im Verhältnis 1 R: 2 r gebildet, so muss  $F_2$  im Verhältnis 5: 4 aufspalten, wie folgendes Schema zeigt.

	R	r	r
R	RR	Rr	Rr
r	Rr	rr	rr
r	Rr	rr	rr

Dieses Verhältnis kommt ja aber der Spaltung 1: 1 sehr nahe, die statt 3: 1 in den erwähnten Kreuzungen auftritt.

Noch eine spaltende Eigenschaft wurde näher untersucht, nämlich die Farbe der inneren Rinde. *Purpurea* hat citronengelbe Rinde, *caprea* und *cinerea* weisse. Alle  $F_1$ -Bastarde, in denen *purpurea* eine Komponente war, hatten citronengelbe innere Rinde. Sämtliche Individuen der Kreuzung wurden in bezug auf diese Eigenschaft untersucht. Es zeigte sich aber, dass nicht nur verschiedene Gradationen der Gelbfärbung bei den verschiedenen Individuen auftraten, sondern auch, dass ein und derselbe Strauch in verschiedenen Teilen eine sehr ungleiche Färbung aufwies. Die Zweige an der Basis und an der Mitte des Strauches hatten oft ganz weisse Rinde, während die Zweige des Gipfels citronengelbe Rinde hatten. Nur Zweige der letzten Art wurden deshalb beurteilt. Aber eine Klassifizierung war jedoch nicht möglich. Die Spaltung ist deshalb gewiss eine quantitative.

#### 4. *S. (cinerea × purpurea)* spont. × *aurita*.

Die Nachkommenschaft dieser Kreuzung, die 12 Individuen umfasste, war leider nicht mit der eben behandelten vergleichbar, weil sämtliche Individuen Schattenformen waren, deren Charaktere sehr verändert werden. Sie waren nämlich zwischen

<sup>1</sup> NILSSON-EHLE, H. Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen. — Botaniska Notiser 1917, S. 305.

<sup>2</sup> HERIBERT-NILSSON, N. Die Spaltungserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana*. — Lunds Universitets Årsskrift, N. F., Avd. 2, Bd 12, Nr 1, 1915. Siehe S. 20—24 und 107—108.

den zum grössten Teil sehr kräftigen Nachkommen der Kreuzungen *viminalis*  $\times$  *caprea* und (*cinerea*  $\times$  *purpurea*)  $\times$  (*purpurea*  $\times$  *viminalis*) ausgepflanzt worden, und wurden von diesen bald ganz überwuchert. Ich musste deshalb auf eine Analyse dieser Kreuzung ganz verzichten. Der *aurita*-Einschlag war bei fast sämtlichen Individuen deutlich.

5. *S. aurita*  $\times$  (*purpurea*  $\times$  *viminalis*) spont.

Von dieser Verbindung hatte ich nur einen Strauch. Er glich in bezug auf die Blattform am meisten *purpurea*, hatte nur etwas kürzere Blätter. Die Blätter waren schmaler und mehr zugespitzt als bei dem primären Bastard *aurita*  $\times$  *purpurea*, was natürlich durch die Anwesenheit des *viminalis*-Faktors verursacht ist. Der Blattrand war ziemlich grob- und unregelmässig gesägt, also nicht so scharfgesägt wie bei *purpurea*. Unterseits waren die Blätter filzhaarig.

6. *S. aurita*  $\times$  (*repens*  $\times$  *viminalis*) spont.

Die Nachkommenschaft dieser Verbindung umfasste 7 Individuen. Sie bildeten einen auffallend gleichförmigen Typus sowohl in bezug auf den Wuchs als die Blattform. Die Sträucher waren niedrig, die Stämme nur an der Basis niederliegend, dann aufsteigend — aufrecht. Nur ein Individuum hatte ganz aufrechte Stämme und höheren Wuchs als die Geschwisterindividuen. Die Blätter waren in der Mitte am breitesten, *aurita*-gross, aber verlängert. Sie erinnerten in bezug auf die Form an *repens*. Unterseits waren sie seidig-filzig behaart, oberseits auch gewöhnlich recht stark seidig behaart. Die Spitze war zurückgekrümmt und das ganze Blatt oft gedreht, am Rande wellig gesägt. *Repens*- und *aurita*-Charaktere, speziell die letzteren, traten also in der Blattform deutlich hervor, und die relativ langen Blätter erinnerten an *viminalis*, welche Art jedoch gegenüber den anderen stark zurücktrat. Die Komponenten der Sträucher konnten also in diesem Falle vielleicht richtig beurteilt werden. Ein Individuum wich jedoch von den übrigen durch seine Blattform ab, indem es stark an *aurita*  $\times$  *repens* erinnerte, also gar keine *viminalis*-Eigenschaften aufzeigte.

Die relativ grosse Gleichförmigkeit dieser Kreuzung beruht aber nur darauf, dass die Individuenzahl klein war. Denn tatsächlich trat ja ein Individuum auf, das mit einem Bastard nur zweier der in der Kreuzung eingehenden drei Arten übereinstimmte. Eine grosse Individuenzahl hätte gewiss noch mehr abweichende Typen dargetan. Denn auch die oben genannte Kreuzung (*cinerea*  $\times$  *purpurea*)  $\times$  *caprea* wäre natürlich bei einer so geringen Individuenzahl fast gleichförmig erschienen. Da ich aber von dieser Kreuzung 100 Individuen hatte, wurde auch die Variabilität ersichtlich.

### 7. *S. (repens* $\times$ *viminalis*) spont. $\times$ *aurita*.

Von der Nachkommenschaft dieser Kreuzung hatte ich 10 Individuen. Auffallend war, dass diese Kreuzung von der eben behandelten reziproken Verbindung sehr verschieden ausfiel. Die Variabilität war bedeutend grösser und die *repens*-Merkmale waren schwächer, die *viminalis*-Merkmale stärker ausgeprägt als bei dieser Verbindung. Auch die *aurita*-Merkmale traten stark hervor.

Zwei Individuen erinnerten sehr an den durchschnittlichen Typus der reziproken Verbindung, aber die Blätter waren etwas länger. Ein Individuum war lang- und schmalblättrig und zeigte fast ganz den Blattpus eines Bastards *aurita*  $\times$  *viminalis*, aber die Blätter waren durch ihre zurückgekrümmte Spitze, runzelige Oberseite und den bogig gezähnten Rand mehr *aurita*-ähnlich als bei dem primären Bastard dieser Verbindung. Zwei Individuen hatten kleine Blätter, die an Formen von *aurita*  $\times$  *repens* erinnerten. Die übrigen 6 Individuen repräsentierten Gradationen zwischen dem erstgenannten Typus und *aurita* und zwei dieser Sträucher hatten fast ganz die Blattform etwas schmalblättriger *aurita*-Sträucher. Eines dieser Individuen glich sogar durch seine grossen, breiten, aber etwas verlängerten Blättern *cinerea* oder *aurita*  $\times$  *cinerea*.

Die Sträucher waren durchschnittlich grösser als bei der reziproken Kreuzung. Nur zwei waren niederliegend, die übrigen aufrecht. Sämtliche Individuen wichen von denen der reziproken Verbindung durch ihre oberseits schwach behaarten, dunkelgrünen Blätter ab.

Da die Abweichung dieser Kreuzung von der reziproken hauptsächlich in den schwächer ausgeprägten *repens*-Charakteren liegt, darf wohl die Ursache in Differenzen der verwendeten *repens*  $\times$  *viminalis*-Eltern gesucht werden. Der ♀-Strauch von *repens*  $\times$  *viminalis* war vielleicht kein primärer Bastard, sondern eine genotypisch gesehen mehr *viminalis*-ähnliche Derivante dieser Kreuzung.

### $F_2$ von (*repens* $\times$ *viminalis*) spont. $\times$ *aurita*.

1911 wurden zwei Sträucher dieser Verbindung gekreuzt, so dass ich eine  $F_2$  von 21 Individuen erhielt. Einer der Eltern hatte den Blattpus, der durchschnittlich für die Kreuzung *aurita*  $\times$  (*repens*  $\times$  *viminalis*) charakteristisch war. Der andere gehörte den Individuen, die ziemlich stark *aurita*-ähnliche Blätter hatten.

Die Nachkommenschaft war noch variabler als  $F_1$ . Von den Grosseltern trat jedoch keiner auf. Die Mehrzahl der Individuen repräsentierte Typen, die man als breitblättrige *aurita*  $\times$  *viminalis* und langblättrige *aurita*  $\times$  *repens* angesehen haben sollte, und die in verschiedener Weise die Charaktere der Ausgangsarten kombinierten. Ein Strauch war sehr auffallend, weil er die lebhaft gelben Zweige von *viminalis* hatte.

### Zusammenfassung.

Die Kreuzungen zwischen einem Bastard und einer dritten Art fallen verschieden aus. Alle sind zwar variabel, aber die Variabilität kann grösser oder geringer sein. Rein theoretisch gesehen ist natürlich zu erwarten, dass die Variabilität geringer als bei einer  $F_2$  sein soll, weil dann beide Komponenten spalten, hier nur eine. Die Bastardgameten werden also alle mit Artgameten kombiniert, was natürlich die Variabilität beträchtlich herabsetzen muss und die ganze Nachkommenschaft phaenotypisch dem Artkomponenten nähern muss. Dies traf auch bei den Kreuzungen (*cinerea*  $\times$  *purpurea*)  $\times$  *caprea* und *aurita*  $\times$  (*repens*  $\times$  *viminialis*) ein.

Die Kreuzungen (*viminialis*  $\times$  *caprea*)  $\times$  *cinerea* und (*viminialis*  $\times$  *caprea*)  $\times$  *aurita* waren aber ebenso stark variabel wie  $F_2$ -Nachkommenschaften. Die Erklärung dieser Erscheinung habe ich oben gegeben. *Cinerea* und *aurita* haben nämlich Faktoren, die mit denen der *caprea* übereinstimmen, weshalb der Bastard, **genotypisch gesehen**, nicht mit einer dritten Art gekreuzt wird, sondern mit einer Komponente einer der Arten des primären Bastards.

WICHURAS Angabe, dass Bastarde, die mit einer Art gekreuzt werden, eine konforme Nachkommenschaft ergeben, während Arten, die mit einem Bastard gekreuzt werden, eine variable Nachkommenschaft zeigen sollten, und seine Erklärung dieser Tatsache, nämlich dass der Pollen der Bastarde eine varietätenbildende Kraft habe, ist nicht richtig. Denn erstens sind beide Verbindungen der genannten Typen variabel. Weiter kann eine Verbindung Bastard  $\times$  Art sehr variabel ausfallen [z. B. (*viminialis*  $\times$  *caprea*)  $\times$  *cinerea*], während die Verbindung Art  $\times$  Bastard mehr konform ausfällt [z. B. *aurita*  $\times$  (*repens*  $\times$  *viminialis*)]. Das Resultat kann also sogar der Vermutung von WICHURA ganz umgekehrt ausfallen. Der Unterschied des Grades der Variabilität einer Kreuzung zwischen Bastard und Art erhält aber durch die Natur der faktoriellen Zusammensetzung der gekreuzten Komponenten eine zwanglose Erklärung.

---

## Kap. VI. Kreuzungen zweier primären Bastarde.

### 1. *S. (cinerea* × *purpurea*) spont. × (*purpurea* × *viminalis*) spont.

Diese Kreuzung wurde schon 1908 ausgeführt in der Hoffnung, dass ich durch sie eine relativ schnelle Aufklärung über die Konstanz oder Spaltung der *Salix*-Bastarde erhalten würde. Denn es war ja klar, dass die Spaltung in der Nachkommenschaft ersichtlich werden sollte, falls sie bei den gekreuzten Bastarden stattfand. Dies trat auch über alle Vermutung klar ein. Denn schon nach zwei Jahren war es deutlich, dass eine reiche und phaenotypisch sehr sonderbare Polymorphie das Resultat der Kreuzung war. Von den 31 Individuen waren nicht zwei unter sich gleich, und einige waren sehr stark extravagant.

Schon in bezug auf die Höhe und Kräftigkeit waren sie ausserordentlich verschieden. Einige waren fast noch kräftiger und hochwüchsiger als *viminalis*, andere waren sehr niedrig, fast zwergartig.

Auch die Architektur der Sträucher war sehr verschieden. Einige hatten gerade aufrecht gerichtete Stämme und Zweige, so dass sie schmale Sträucher bildeten, andere hatten schräg aufwärts gerichtete Stämme und abstehende Zweige, so dass sie sehr umfangreich wurden. Diese beiden Typen werden in Fig. 57 veranschaulicht, der erstere rechts, der letztere links. Der erstere Typus erinnert an *viminalis*, der letztere an *cinerea*. Bemerkenswert ist, dass die *cinerea*-ähnliche Architektur des linken Strauches mit *viminalis*-Höhe kombiniert ist. Andere Sträucher erinnerten durch ihre langen, schmalen, roten Zweige stark an *purpurea*. Sehr eigentümlich in bezug auf die Architektur war der in Fig. 58 abgebildete Strauch. Die Stämme waren anfangs ganz niederligend, machten aber eine scharfe Biegung und stiegen dann ganz gerade auf. Die Wuchsform erinnert stark an *S. repens*, aber der Strauch ist kräftig.

In bezug auf das Aussehen der Blätter waren die Sträucher auch sehr verschieden. Blattgrösse, Blattform, Blattfarbe, Behaarung und Ausformung des Blattrandes zeigten grosse Differenzen auf. Dass aber jedoch die Spaltung genotypisch gesehen nicht sehr kompliziert sein kann, geht aus der Tatsache hervor, dass ein Strauch auftrat, der **vollkommen purpurea-ähnliche Blätter** hatte sowohl in bezug auf die Blattform, die Kahlheit, die

scharfe Sägung des Blattrandes als auch die Blattgrösse. Da dieser Typus einmal unter 31 Individuen auftrat, kann man auch die Anzahl der Faktoren annähernd berechnen, durch die sich *purpurea* von den Arten *viminialis* und *cinerea* unterscheidet. Denn er muss natürlich das Resultat eines Zusammentreffens zweier



Fig. 57. Differenz der Architektur zweier Sträucher der Kreuzung (*cinerea*  $\times$  *purpurea*)  $\times$  (*purpurea*  $\times$  *viminialis*).

*purpurea*-Gameten sein. Nehmen wir z. B. an, dass sich *purpurea* von *cinerea* in bezug auf drei Faktoren für die Blattocharaktere unterscheidet, so muss der Bastard *cinerea*  $\times$  *purpurea* acht verschiedene Gameten bilden. Nehmen wir weiter an, dass sich *purpurea* von *viminialis* in bezug auf zwei Faktoren differiert, so muss der Bastard *purpurea*  $\times$  *viminialis* vier verschiedene Gameten bilden. Da von den Gameten der beiden Bastarde eine eine reine *purpurea*-Gamete ist, und da weiter die

Anzahl der Kombinationen bei der Kreuzung der beiden Bastarde  $8 \times 4$  sind, so muss ein Strauch, der in bezug auf die Blattcharaktere *purpurea* ganz ähnlich ist einmal unter 32 Individuen auftreten.

Sehr bemerkenswert ist, dass der Strauch, welcher *purpurea* in bezug auf die Blattcharaktere ähnelte, auch in bezug auf die Architektonik, die Farbe der Zweige, die Form und Farbe der Knospen und endlich auch in bezug auf sämtliche Ährencharaktere (die letzteren werden in Fig. 61, in der Mitte, links, veranschaulicht) mit *purpurea* vollkommen überein-



Fig. 58. Repens-artiger Wuchs eines Individuums der Kreuzung  $(cinerea \times purpurea) \times (purpurea \times viminalis)$ .

stimmt. Die Faktoren der Blattcharaktere müssen deshalb eine weitgehende pleiotrope Wirkung haben. Keine einzige Eigenschaft, die an die Arten *cinerea* oder *viminalis* erinnerte, konnte entdeckt werden. Die Effektivität und Reinheit auch einer so komplizierten Spaltung als zwischen drei Arten, kann wohl kaum besser bewiesen werden. Das Auftreten von reiner *purpurea* in dieser Kreuzung ist ein interessanter Parallellfall zu dem Auftreten reiner *caprea* in  $F_2$  der Kreuzung *viminalis*  $\times$  *caprea*. Sie zeigen beide auf dieselbe Tatsache hin, nämlich dass die Artdifferenzen durch eine auffallend geringe Anzahl von Faktoren verursacht sind, dass aber diese Faktoren alle Organe des Individuums beeinflussen.

Da *cinerea*  $\times$  *purpurea* ebenso viele *cinerea*- als *purpurea*-Gameten, *purpurea*  $\times$  *viminalis* ebenso viele *viminalis*- als *purpurea*-Gameten bildet, ganz unabhängig

von der absoluten Anzahl der Gametenarten, so muss man in der Nachkommenschaft auch ebenso viele Individuen je der Bastarde *cinerea*  $\times$  *purpurea*, *purpurea*  $\times$  *viminialis* und *cinerea*  $\times$  *viminialis* erwarten als reine *purpurea*-Individuen gefunden werden. Tatsächlich trat auch von den beiden erstgenannten Bastarden je ein Strauch auf; diese waren also den Elternbastarden ganz ähnlich, was ja noch mehr die einfache

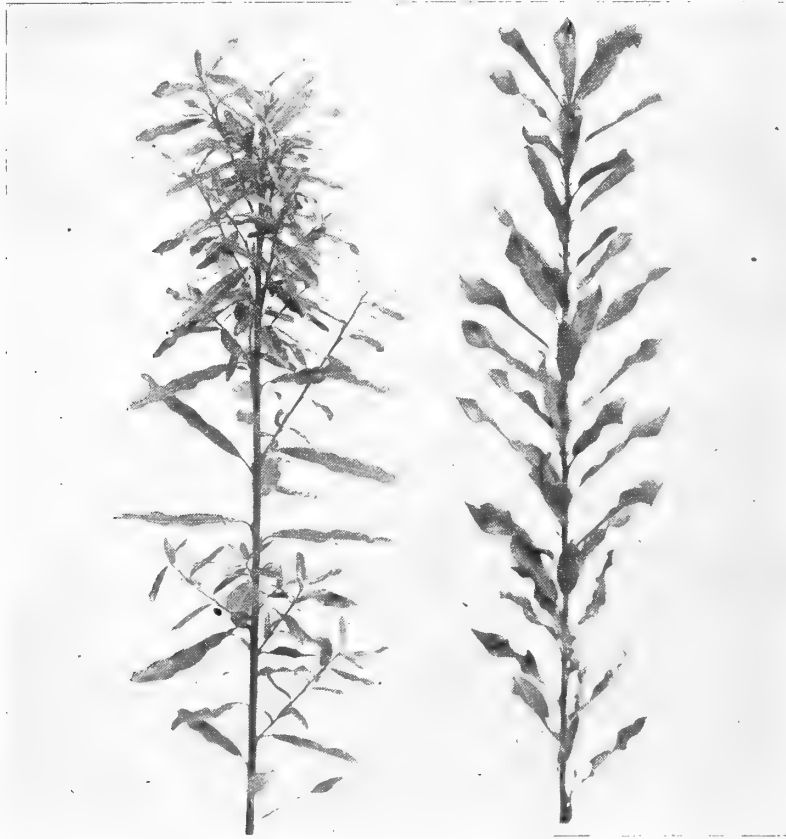


Fig. 59. Blattypen zweier Individuen der Kreuzung (*cinerea*  $\times$  *purpurea*)  $\times$  (*purpurea*  $\times$  *viminialis*).

Art der Spaltung verifiziert. Zwar trat *cinerea*  $\times$  *viminialis* nicht auf, aber die Individuenzahl war natürlich zu klein, um alle erwarteten Kombinationen realisieren zu können.

Von den übrigen Sträuchern, die fast ebenso viele Phaenotypen als Individuen repräsentierten, lohnt es sich sehr wenig, eine Beschreibung zu geben. Ich möchte nur noch einige ganz auffallende Eigenschaften der Blätter von drei Individuen erwähnen. Ein Individuum und gerade das, das *repens*-Wuchs hatte, war sehr kleinblättrig, wie Fig. 59, links, zeigt. Es geht aus der Fig. auch sehr gut hervor, was die Ursache dieser Kleinblättrigkeit ist. Der Strauch war nämlich,



ebenso wie gewisse Sträucher von *viminalis*  $\times$  *caprea*, stark remontierend. Ein anderes Individuum hatte stark gedrehte Blätter, wie Fig. 59, rechts, zeigt.

Ein sehr extravagantes Aussehen erhielt ein Strauch dadurch, dass die Blätter hängend waren, wie es Fig. 60 veranschaulicht. Die Blätter waren auch sehr dünn, tiefgrün, am Rande regelmässig gesägt und grosswellig, was alles ihnen auch ein sehr charakteristisches Aussehen verlieh. Sie waren lang wie



Fig. 60. Eigentümliche hängende Blätter eines Individuums der Kreuzung (*cinerea*  $\times$  *purpurea*)  $\times$  (*purpurea*  $\times$  *viminalis*). *S. pendulifolia*.

*purpurea*-Blätter aber breiter, in der Mitte am breitesten, scharf zugespitzt, hatten also auch eine charakteristische Form. Unterseits waren die jungen Blätter fast filzhaarig von feinen, kurzen Haaren, die älteren fast kahl, nur längs dem Mittelnerv behaart.

Auch in mehreren anderen Beziehungen war dies Individuum sehr eigentümlich. Die Stämme und auch die Zweige wuchsen ganz aufrecht, was dem Strauche eine eigentümliche Architektonik gab. Denn *viminalis* hat zwar auch aufrechte Stämme, aber die Zweige sind abstehend. Die Zweige waren dick, stellenweise knotenförmig angeschwollen. Das Laubsprossen war sehr

viel später als bei den Geschwisterindividuen und den Eltern. Als diese halbausgeschlagen waren, stand dieser Strauch noch wie ganz dürr da. Obgleich er hochwüchsig und kräftig und 9 Jahre alt ist, hat er noch nicht geblüht. Der langsame Rhythmus des Ausschlagens scheint deshalb mit einem langsamen Rhythmus des Blütenreifens kombiniert zu sein, falls nicht der Strauch ganz blütensteril ist.



Fig. 61. Einige Ährentypen aus der Kreuzung (*cinerea*  $\times$  *purpurea*)  $\times$  (*purpurea*  $\times$  *viminalis*).

Der Strauch bildete also sowohl morphologisch als physiologisch einen so ausgeprägten Sondertypus, dass er von den Stammeltern ebenso verschieden war, als diese unter sich. Um diese stark extravagante Art der Abweichung zu markieren, nenne ich ihn, in analoger Weise wie die oben behandelte *S. amerinoides*, *S. pendulifolia*.

Die Ährenform und Ährengrösse der Kreuzung waren, wie oben erwähnt, sehr variabel. Besser als durch jede Beschreibung wird diese Variabilität durch Fig. 61 demonstriert.

### Zusammenfassung.

Die Nachkommenschaft einer Kreuzung zweier Bastarde fällt noch polymorpher aus, als eine  $F_2$ -Nachkommenschaft. Dies ist ja aber nicht eigentümlich, weil mehrere und phaenotypisch stärker differente Faktoren in einer Kreuzung des ersteren Typus eingeführt werden. Denn die ♀- und ♂-Gameten sind in diesem Falle genotypisch verschieden, während sie bei einer  $F_1$ -Kreuzung genotypisch gleichartig sind. Haben aber die gekreuzten Bastarde einen gemeinsamen Elter, so ist es jedoch zu erwarten, dass dieser unter den Nachkommen der Bastardkreuzung auftreten soll. Dies trat auch für die Kreuzung (*cinerea* × *purpurea*) × (*purpurea* × *viminialis*) ein, indem reine *purpurea* zurückerhalten wurde.

---

## Kap. VII. Kreuzungen komplizierter Zusammensetzung.

### 1. *S. [(repens × viminalis) spont. × repens] × (repens × aurita).*

Von dieser Kreuzung hatte ich nur drei Individuen. Da *repens*-Gameten dreimal eingeführt worden sind, ist es ja auch zu erwarten, dass die *repens*-artigen Kombinationen überwiegen sollen. Tatsächlich waren zwei Individuen *repens*-ähnlich. Von diesen war eines ganz kriechend, ziemlich kleinblättrig, gar nicht von dem durchschnittlichen *repens*-Typus zu unterscheiden. Das andere war nicht kriechend, sondern hatte bogenförmig aufsteigende hohe Stämme. Die Blätter waren ziemlich gross, unterseits dicht und glänzend silberhaarig, oberseits weisshaarig. Der Strauch stimmte mit der *argentea*-Form von *repens* ganz überein. Der dritte Strauch hatte auch aufsteigende Stämme, aber fast rundliche Blätter, die oberseits stark runzelig waren und eine zurückgekrümmte Spitze hatten. Unterseits waren sie glänzend silberhaarig. Ein Salicolog hätte gewiss dieses Individuum für *aurita* × *repens* gehalten.

### 2. *S. [(cinerea × purpurea) spont. × aurita] × (repens × aurita).*

Es kann vielleicht bei dieser Kreuzung von Interesse sein, die Ansicht von Ahnenerbe nach Bruchteile zu besprechen, weil das durchschnittliche Aussehen der Individuen fast die Forderungen einer dergleichen Ansicht zu erfüllen schien. Die Konstituenten der Kreuzung müssen nach dieser Annahme mit folgenden Bruchteilen zu dem Aussehen der Nachkommen beitragen:  $\frac{1}{8}$  *cinerea*,  $\frac{1}{8}$  *purpurea*,  $\frac{1}{4}$  *aurita*,  $\frac{1}{4}$  *repens*,  $\frac{1}{4}$  *aurita*. Da *aurita* also zur Hälfte das Aussehen bestimmt, müssen die Nachkommen *aurita* mehr als den anderen Arten gleichen. *Repens*, die zu einem Viertel eingeht, muss noch deutlich repräsentiert sein, während *cinerea* und *purpurea*, die beide nur je ein Achtel bilden, stark zurücktreten müssen.

Von der Kreuzung hatte ich 16 Individuen. Von diesen bildeten 12 einen ziemlich einheitlichen Phaenotypus, der am meisten *aurita* × *repens* glich, aber die *aurita*-Charaktere waren stärker ausgeprägt als die *repens* Charaktere. Die Sträucher waren 1 m hoch oder etwas höher. Sie hatten schwach bogenförmig aufsteigende Stämme und kurze, abstehende Zweige, weshalb sie einen rundlichen Umriss

erhielten. Sie waren dicht beblättert. Die Blätter waren etwas grösser als bei dem primären Bastard *aurita*  $\times$  *repens*, aber jedoch klein, stark runzelig. Die Spitze war zurückgekrümmt oder bisweilen das ganze Blatt tordiert. Die Behaarung der Blätter war zwischen *aurita* und *repens* intermediär. Die Narben waren sehr kurz wie bei *aurita*.

Das annähernd gleichförmige Aussehen dieser Sträucher und die starke Ausprägung der *aurita*-Merkmale konnte man ja als einen Beweis der alten Auffassung von der Vererbungsweise komplizierter Bastarde betrachten. Aber ganz dasselbe Resultat ist nach der Theorie der Spaltung zu erwarten. Denn weil *cinerea*  $\times$  *purpurea* mit *aurita* gekreuzt wird, müssen alle Nachkommen dieser Kreuzung *aurita*-Faktoren haben. Wird nun ein Individuum dieser Kreuzung mit *repens*  $\times$  *aurita* gekreuzt, so muss die Mehrzahl der Individuen mehr *aurita*- als *repens*-Faktoren erhalten, weil *aurita*-Faktoren beiderseits eingeführt werden, *repens*-Faktoren nur einerseits. Man kann dies auch so ausdrücken, dass man sagt, dass die Frequenz der Gameten, die mehr *aurita*-Faktoren enthalten, grösser ist als die Frequenz der Gameten, die mehr *repens*-Faktoren enthalten. Folglich müssen die Phaenotypen durchschnittlich mehr *aurita*- als *repens*-ähnlich sein.

Aber auch die *cinerea*- und *purpurea*-Faktoren sind natürlich an der Spaltung beteiligt. Ihre Frequenz ist aber durch die Kreuzung mit *aurita* schon herabgesetzt und wird es noch mehr durch die Kreuzung mit *repens*  $\times$  *aurita*. Auch ist es für die Frequenz der Gameten mit *cinerea*- und *purpurea*-Faktoren von grosser Bedeutung, welche faktorielle Konstitution das Individuum hatte, das für die Kreuzung mit *aurita* ausgewählt wurde.

Es ist aber zu erwarten, dass *purpurea*- oder *cinerea*-Eigenschaften sich bei einigen Individuen geltend machen werden. Das war tatsächlich auch der Fall. Denn zwei Individuen hatten von den Durchschnittsindividuen ganz abweichende, verlängerte Blätter, die auch in bezug auf die Farbe an *purpurea* oder *purpurea*  $\times$  *repens* erinnerten. Eines dieser Individuen hatte auch lange, schlanke, glänzend rotbraune Zweige fast wie *purpurea*, weshalb es auch architektonisch stark abweichend war. Auch in bezug auf die Behaarung wich es von sämtlichen übrigen Individuen der Kreuzung dadurch ab, dass es die Behaarung von *aurita* und *cinerea* hatte, während alle andere Individuen eine stärker oder schwächer ausgeprägte Behaarung von *repens* hatten. Dieser Strauch erschien zwar unter den Geschwisterindividuen stark extravagant, aber alle seine Eigenschaften konnten aus den Eltern erklärt werden. Ein Individuum bildete durch etwas verlängerte Blätter, die eine stark runzelige, fast kleinbuckelige Oberseite hatten, und die am Rande umgebogen, wellig gekerbt waren, einen ziemlich auffallenden Typus. Ein Individuum endlich hatte *aurita*-grosse Blätter, die aber jedoch sowohl in bezug auf die Form als die Behaarung auch an *repens* erinnerten.

Das Auftreten der letzterwähnten Individuen ist nur unter der Annahme von Spaltung und Rekombination verständlich. Denn wie

will man diese von dem Durchschnittstypus abweichenden Individuen durch Vererbung des Artentypus in Bruchteilen erklären? Sämtliche Individuen der Kreuzung müssten dann gleichförmig sein. Wurden aber die habituell ziemlich konformen Individuen einer detaillierten Durchmusterung unterzogen, zeigte es sich auch, dass nicht einmal diese gleichförmig waren. In bezug auf Blattform, Behaarung und Randcharaktere waren mehrere Differenzen zu sehen, und verschiedene Kombinationen dieser Charaktere traten auf. Auch die Ährenform dieser Individuen war verschieden, weil einige fast kugelrunde, andere verlängerte Ähren hatten. Die Narbenfarbe variierte auch, indem einige Individuen rote oder rötliche Narben, andere gelbe Narben hatten. Eine sichere Klassifizierung war aber hier nicht wie bei einigen oben genannten Kreuzungen (S. 106) möglich, wahrscheinlich dadurch, dass noch ein Anthocyanfaktor, der die Blattfarbe beeinflusst und der graduell spaltet, auch auf die Narbenfarbe zu wirken scheint. Nur durch eine grobe Generalisierung konnte man also die ganze Nachkommenschaft als ziemlich gleichförmig betrachten.

3. *S. [(cinerea × purpurea) spont. × aurita] × (viminalis × caprea) spont.*

Von dieser Kreuzung, die also fünf linnéische Arten kombiniert, hatte ich nur zwei Individuen.

Ein Individuum war 1,5 m hoch. Die Stämme waren ziemlich dick, im unteren Teile etwas niederliegend, stiegen dann schräg aufwärts, so dass der Strauch ein breites, lockeres Habitusbild darbot. Die Zweige waren lang und dünn. Die Blätter waren lanzettlich, in der Mitte am breitesten, fast ganzrandig, unterseits seidig behaart von kurzen Haaren, oberseits glänzend, runzelig. Die Ähren waren kurz, ziemlich klein, die Narben sehr kurz, purpurrot.

*Aurita*- und *viminalis*-Charaktere waren in diesem Strauche deutlich, aber eine Abstammung von den Arten *cinerea*, *purpurea* und *caprea* hatte wohl niemand vermutet. Ziemlich sicher hatte man wohl als dritten Komponenten *repens* angenommen, weil die Wuchsform, die dünnen Zweige und auch einige Charaktere die Blätter auf diese Art zeigten. Auch die purpurroten Narben konnte man auf *repens* zurückführen, weil diese Art oft purpurfarbige Narben hat. Aber tatsächlich war diese Eigenschaft in dem Bastard von *purpurea* eingeführt worden. Da aber der Strauch sonst keine *purpurea*-Merkmale zeigte, wäre gewiss niemand auf diese Vermutung gekommen.

Der andere Strauch war niedrig und auch dieser zeigte Tendenz zu *repens*-Wuchs, sonst hatte er die Architektonik von *aurita*. Die Blätter glichen *aurita*-Blätter, waren aber schmaler und auch etwas kleiner. Auch die Behaarung war ganz *aurita*-ähnlich. Der Rand war wellig gesägt. Der Strauch wich nur in bezug auf die schmalen, ziemlich langgespitzten Blätter von *aurita* ab, und wäre wohl, wildwachsend gefunden, für eine schmalblättrige *aurita*-Form gehalten worden. Er blühte noch nicht 1917.

4. *S. [(cinerea × purpurea) spont. × aurita] × (viminalis × caprea) spont.] × daphnoides.*

Der blühende Strauch der letztgenannten Verbindung von fünf Arten wurde 1917 mit *daphnoides* gekreuzt, weil ich die weiteren Kombinationsmöglichkeiten dieses Bastardes prüfen wollte. Tatsächlich gelang auch die Kreuzung. Recht viele wohlentwickelte Samen wurden, zwar unter mehreren rudimentären, erhalten. Sie waren auch keimfähig. Ich erhielt ungefähr 20 Keimpflanzen, von denen aber die Mehrzahl während des Sommers zu Grunde gingen, weil die Bewässerung während eines heissen Tages versäumt wurde. Drei Pflanzen überlebten aber diese Katastrophe und waren noch bei dem Eintritt des Winters am Leben. Ihre morphologischen Charaktere waren aber noch nicht beurteilbar.

5. *S. [(cinerea × purpurea) spont. × aurita] × (viminalis × caprea) spont.] × (viminalis × phylicifolia).*

Diese Kreuzung wurde 1916 ausgeführt. Ziemlich viele, anscheinend wohlentwickelte Samen wurden erhalten. Da ich aber in diesem Jahre keine Gelegenheit hatte, die Samen auszusähen, kann ich von dieser Verbindung nicht mehr berichten, als dass sie gelingt.

### Zusammenfassung.

Die Nachkommenschaft der kompliziert zusammengesetzten Bastardverbindungen gleicht durchschnittlich sehr stark den Arten, die die letzten Komponenten der Verbindung bilden. Dies ist aber auch verständlich, weil die Frequenz der Gameten, die Faktoren dieser Arten führen, eine grössere sein muss, als die Frequenz der Gameten der Arten, die den Ausgangsbastard bildeten. Da aber die Faktoren der letzten Arten nicht ganz abgespalten sind, müssen indessen in geringem Prozentsatz auch stark abweichende Individuen auftreten, die ganz extravagant wirken können, obgleich sie nur die Merkmale mehrerer Arten der Kreuzung kombinieren. Aber auch ganz extravagante Eigenschaften, die an keine der Arten der zusammengesetzten Kreuzung erinnern, sondern an eine andere Art, treten auf (mehrere *repens*-Eigenschaften bei der Kreuzung der Arten *cinerea*, *purpurea*, *aurita*, *caprea* und *viminalis*).

Die Kombinationsmöglichkeit der Arten bei der Gattung *Salix* ist eine auffallend weitgehende. Zwei Verbindungen, wo sechs linnéische Arten die Komponenten sind, sind mir gelungen. Auch für WICHURA sind zwei senäre Verbindungen teilweise ganz anderer

Arten, als die von mir verwendeten, gelungen, nämlich die Kreuzungen  $[(\textit{laponum} \times \textit{silesiaca}) \times (\textit{purpurea} \times \textit{viminalis})] \times (\textit{cinerea} \times \textit{incana})$  und  $[(\textit{laponum} \times \textit{silesiaca}) \times (\textit{purpurea} \times \textit{viminalis})] \times (\textit{caprea} \times \textit{daphnoides})$ . Dass die Kombinationsmöglichkeiten mit den senären Verbindungen erschöpft sind, ist gar nicht wahrscheinlich. Zwar hat WICHURA versucht, eine octonäre Verbindung herzustellen, aber sein Versuch scheiterte an der Sterilität des weiblichen quaternären Bastards, weshalb er auch bezweifelt, dass eine derartige Verbindung möglich ist. Aber Sterilität kann schon bei binären Verbindungen, also bei primären Bastarde, auftreten. So sind mir alle Versuche, meine Sträucher von  $\textit{aurita} \times \textit{cinerea}$  und  $\textit{cinerea} \times \textit{caprea}$  mit anderen Bastarden zu kreuzen, misslungen. Sie sind offenbar ♀-steril, denn sie setzen auch nicht bei spontaner Befruchtung Samen an. Sterilität kann man also bei einzelnen Sträuchern primärer Bastarde, sogar morphologisch sehr nahestehender Arten, finden, während anderseits meine Versuche zeigen, dass noch quinäre Bastarde fertil sind. Die Sterilität geht also gar nicht mit dem Grade der Komplizierung der Artkreuzung parallel, weshalb auch das Argument von WICHURA nicht schwerwiegend ist oder überzeugend wirkt.



## Kap. VIII. Die Spaltung der Geschlechtscharaktere.

### 1. Die Verteilung der ♀- und ♂-Individuen.

Da die Weiden-Arten dioecisch sind, wäre es wohl am ehesten zu erwarten, dass die Vererbung des Geschlechts nach dem bei den Tieren gewöhnlichen Modus geschehen sollte, wo eine Spaltung in  $F_1$  nach dem Verhältnis 1:1 eintritt. Von dieser Regel sind aber Abweichungen schon bekannt<sup>1</sup>. Bei Hanf hat man die Verhältnisse 1:0,9 und 1:0,7 gefunden, die ja aber nicht beträchtlich abweichen. Sehr beträchtliche Abweichungen hat man aber bei gewissen Tieren konstatiert, nämlich 1:8 bei der Weberspinne *Latrodectus mactans* und 6:1 bei gewissen Tintenfischen.

Bei gewissen Nachkommenschaften meiner *Salix*-Bastarde waren die Verhältnisse sogar noch mehr abweichend, während bei anderen ungefähr das Verhältnis 1:1 realisiert wurde. In der folgenden Tabelle (S. 124) habe ich die Verteilung der ♀- und ♂-Individuen der Nachkommenschaften, die mehr als ein Individuum hatten, zu zusammengestellt. Die mehr abweichenden Zahlen sind fett gedruckt

Schon ein Überblick der Tabelle zeigt, dass das Übergewicht an ♀-Individuen auffallend gross ist. Eine Summierung sämtlicher Nachkommenschaften ergibt das Verhältnis 5 ♀:1 ♂ statt des erwarteten Verhältnisses 1:1. Eine derartige Summierung ist aber gewiss nicht gestattet. Denn eine Annahme, dass z. B. die Verhältnisse 11:15 (Nr. 1) und 93:1 (Nr. 16) nur Modifizierungen desselben Spaltungstypus sein würden, ist ja sehr unwahrscheinlich. Zwar konnte man die Annahme machen, dass die ♂-Individuen sehr schwach sind und deshalb in grossem Prozentsatz absterben. Dass sie aber so ausserordentlich schwach wären, dass fast 100 % absterben, ist ja sehr unwahrscheinlich. Natürlich kann diese Frage leicht experimentell gelöst werden, falls man die Samen separat auslegt und den Prozentsatz nicht keimender Samen berechnet. Eine Selektionswirkung der obengenannten Art wird aber deshalb sehr unwahrscheinlich, weil einige Kreuzungen dem postulierten Verhältnis 1:1 nahe kommen. Auch war der einzige ♂-Strauch der Kreuzung (*cinerea* × *purpurea*) × *caprea* nicht schwach, sondern sehr kräftig.

<sup>1</sup> Vgl. CORRENS, C. und GOLDSCHMIDT, R., Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts Berlin 1913. S. 4 und 5.

Nr.	Abstammung der Nachkommenschaft	Anzahl	
		♀	♂
1	<i>viminalis</i> × <i>caprea</i> .....	11	15
2	$F_2$ von <i>viminalis</i> × <i>caprea</i> .....	34	19
3	( <i>viminalis</i> × <i>caprea</i> ) × <i>viminalis</i> .....	12	2
4	( <i>viminalis</i> × <i>caprea</i> ) × <i>cinerea</i> .....	5	—
5	( <i>viminalis</i> × <i>caprea</i> ) × <i>aurita</i> .....	6	—
6	<i>cinerea</i> × <i>viminalis</i> .....	3	—
7	<i>viminalis</i> × <i>cinerea</i> .....	2	—
7 a	<i>viminalis</i> × <i>phylicifolia</i> .....	4	2
8	<i>aurita</i> × <i>viminalis</i> .....	2	—
9	<i>caprea</i> × <i>cinerea</i> .....	—	3
10	<i>cinerea</i> × <i>cinerea</i> .....	24	—
11	<i>cinerea</i> × <i>phylicifolia</i> .....	7	—
12	<i>aurita</i> × <i>cinerea</i> .....	2	—
13	<i>aurita</i> × <i>purpurea</i> .....	3	—
14	<i>purpurea</i> × <i>daphnoides</i> .....	2	—
15	<i>repens</i> × <i>aurita</i> .....	7	5
16	( <i>cinerea</i> × <i>purpurea</i> ) × <i>caprea</i> .....	93	1
17	( <i>cinerea</i> × <i>purpurea</i> ) × <i>cinerea</i> .....	11	—
18	( <i>cinerea</i> × <i>purpurea</i> ) × <i>aurita</i> .....	1	1
19	( <i>cinerea</i> × <i>purpurea</i> ) × ( <i>purpurea</i> × <i>viminalis</i> ) .....	21	—
20	<i>purpurea</i> × ( <i>purpurea</i> × <i>viminalis</i> ) .....	15	—
21	[( <i>cinerea</i> × <i>purpurea</i> ) × <i>aurita</i> ] × ( <i>repens</i> × <i>aurita</i> ) .....	15	1
22	( <i>repens</i> × <i>viminalis</i> ) × <i>repens</i> .....	5	4
23	$F_2$ von ( <i>repens</i> × <i>viminalis</i> ) × <i>repens</i> .....	2	4
24	[( <i>repens</i> × <i>viminalis</i> ) × <i>repens</i> ] × ( <i>repens</i> × <i>aurita</i> ) .....	—	3
25	<i>aurita</i> ( <i>repens</i> × <i>viminalis</i> ) .....	6	—
Summe		293	60

Dass die Differenzen der Spaltungszahlen von genotypischer Natur sind, wird deshalb wahrscheinlich, weil fast alle Spaltungszahlen, die sehr hoch, höher als 10:1 sind, Nachkommenschaften von *cinerea*-Kreuzungen sind. Auch die Kreuzung *cinerea* × *cinerea*, die 24 Individuen umfasst (Nr. 10), gibt nur weibliche Individuen. Andererseits scheinen die *caprea*- und *repens*-Verbindungen im allgemeinen eine normale Spaltung zu zeigen.

Wie nun das kolossale Übergewicht der ♀-Individuen, das ja sämtliche früher gefundene Abweichungen in bezug auf die Proportion der Geschlechter weit übergeht, indem man annähernd das Verhältnis 100 ♀:1 ♂ finden kann, zu erklären ist, ist aus meinem Material nicht zu schliessen, weil die Kreuzungen gar zu heterogen sind, um Haltepunkte für ein Verständnis dieser Erscheinung zu liefern. Man könnte ja polynere Faktoren an-

nehmen. Da aber das Verhältnis 93:1 dann den Ausdruck einer polymeren Rückkreuzung ist, weil ja alle Kreuzungen der Geschlechter dem Typus der Rückkreuzungen mit Spaltung schon in  $F_1$  angehören, so müssen mindestens 6 Faktoren in dieser Spaltung beteiligt sein. Aber eine Annahme von 6 polymeren Geschlechtsfaktoren wirkt wohl befremdend unwahrscheinlich. Wahrscheinlicher ist wohl eine alternative Reduplikation der Gameten mit der ♀-Eigenschaft oder eine Eliminierung der Gameten mit der ♂-Eigenschaft (vgl. S. 107). WICHURA, der auch bei seinen Kreuzungen mononektarischer Weiden eine grosse Überzahl an weiblichen Individuen gefunden hat, will diese Erscheinung aus der schlechten Ausbildung des Pollens der Weidenbastarde erklären und meint, dass nur Bastarde diese Überzahl zeigen, nicht aber die Arten (WICHURA, S. 43—44). Da ich aber dasselbe Übergewicht bei der Kreuzung *cinerea* × *cinerea* gefunden habe, kann diese Ansicht nicht richtig sein.

Bei sämtlichen oben besprochenen Kreuzungen traten nur rein weibliche oder rein männliche Individuen auf. Zwei Kreuzungen, nämlich *viminialis* × *daphnoides*

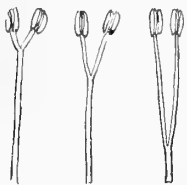


Fig. 62. Zusammenge-  
wachsene Staubblätter  
eines  $F_1$ -Individuums  
der Kreuzung *daphnoides*  
× *viminialis*.

und (*repens* × *viminialis*) × *aurita* waren in der Hinsicht sehr auffallend, dass in grossem Prozentsatz Individuen auftraten, die Mosaikformen zwischen ♀ und ♂ waren. Derartige Sträucher trifft man bisweilen wildwachsend an. Sie werden oft von den Floristen als Kuriosa eingesammelt und liegen in den Herbarien unter den Namen *bicapsularis*, *meta-*



Fig. 63. Gespaltene Karpellen  
eines  $F_1$ -Individuums der  
Kreuzung *daphnoides* × *viminialis*.  
»Bicapsularis«-Form.

*morphosans* oder *androgyna*. Dass aber diese Formen keine zufällige Abweichungen, sondern erbliche Typen sind, zeigt ihr Auftreten in nur gewissen meiner Kreuzungen und hier in grossem Prozentsatz, während sie in anderen ganz ausbleiben.

## 2. Monoecische Sektorialchimären des Geschlechts.

Bei *S. viminialis* × *daphnoides* waren die Blüten nicht so stark abgeändert wie bei *S. (repens* × *viminialis*) × *aurita*. Die ♀- und ♂-Blüten waren noch als solche deutlich erkenntlich. Die Abweichung der Blüten bestand hauptsächlich darin, dass die Fruchtblätter eine starke Tendenz zur Spaltung, die Staubblätter zum Verwachsen zeigten. Mehrere Gradationen in bezug auf die Spaltung oder das Verwachsen traten auf, und einige Karpellen oder Staubblätter waren fast normal ausgebildet. (Vgl. Fig. 62 und 63.) Sie waren aber immer steril und hatten ein etwas verkümmertes Aussehen. Die Fruchtknoten waren klein, oft unregelmässig geformt, die Narben ungleich lang, oft gespalten, sehr dünn, nicht konzeptibel. Die Staubblätter hatten ein breites Konnektiv und kleine, sterile Antheren. Die Sexualblätter waren

also noch deutlich weiblich oder männlich, aber die weiblichen hatten die männliche Tendenz zur Spaltung, die männlichen die weibliche Tendenz zum Verwachsen.

Die Blüten waren also kein Mosaik von ♀- und ♂-Charakteren bei dieser Kreuzung. Aber der ganze Baum repräsentierte ein Mosaik, weil beide Geschlechter an demselben Individuum vorkamen. Die Dioecie war also in Monoecie umgewandelt worden. Interessant war auch, dass die Verteilung der ♀- und ♂-Blüten nach dem Typus einer Sektorialchimäre stattfand. Denn die ♀- und ♂-Blüten waren nicht unregelmässig in den Ähren gemischt, sondern gewisse Zweige hatten nur ♀-Ähren, andere nur ♂-Ähren. Aber es kam auch vor, dass eine Flanke eines Zweiges ♀-Ähren hatte, der andere ♂-Ähren. Und es trat auch ein, dass eine Flanke einer Ähre ♀-Blüten, eine andere ♂-Blüten hatte. Endlich ging in gewissen Fällen die Grenze zwischen ♀ und ♂ durch eine Blüte, so dass diese halb ♀, halb ♂ war. Die Übereinstimmung mit den Sektorialchimären ist ja sehr auffallend. Aus den dioecischen Eltern der Kreuzung *viminalis* × *daphnoides* gehen also monoecische Sektorialchimären in einem gewissen Prozentsatz hervor.

Bei einem der abweichenden Individuen konnte ich aber nur die eine Komponente entdecken, nämlich die weibliche. Da es wohl eintreffen kann, dass nur die eine Komponente den ersten Vegetationspunkt bildet, so kann man natürlich auch einen derartigen Fall erwarten. Bei einigen Individuen war auch das Übergewicht der ♀-Komponente sehr gross, die ♂-Komponente stark zurückgedrängt, während bei anderen die ♀-Komponente so stark zurückgedrängt war, dass der Baum fast rein männlich wirkte.

Eine besondere Erwähnung verdient auch die ♂-Komponente eines der abweichenden Individuen. Während die ♂-Blüten gewöhnlich teilweise verwachsene Staubblätter hatten, so dass sie sehr auffallend an Bastarde mit *S. purpurea* erinnerten (vgl. Fig. 62) hatte ein Individuum **nur ein einziges Staubblatt** in der Blüte, das ganz an ein normales Staubblatt erinnerte. Die verwachsenen Staubblätter waren in dem vereinigten Teil doppelt so dick als ein normales Staubblatt, und auch die ganz verwachsenen Filamente von *S. purpurea* haben sehr deutlich die doppelte Dicke eines normalen Filamentes, und sie tragen zwei Antheren. Bei dem betreffenden Individuum war aber das einzige Staubblatt nicht durch das vollständige Verwachsen zweier Staubblätter gebildet, denn das Filament war dünn wie bei einem normalen Staubblatt und es trug nur eine Anthere. Das Individuum war also rein monandrisch in bezug auf eine Komponente, und dieser Komponente gehörte ein nicht unbeträchtlicher Teil der Ähren des Baumes. An den Zweigen, die weibliche Ähren trugen, kamen auch Blüten mit zwei gespaltenen Staubblättern vor, aber nur an diesen Zweigen, nicht an den Zweigen, die Blüten mit monandrischen Staubblättern hatten. Der Baum ist wohl deshalb als eine Chimäre zu betrachten, die von drei Komponenten zusammengesetzt

ist, nämlich eine weibliche mit bicapsulären Blüten, eine männliche mit diandrischen Blüten und oft verwachsenen Staubblättern und eine männliche mit monandrischen Blüten.

Die Monandrie ist ja eine sehr auffallende extravagante Eigenschaft. Denn obgleich die Anzahl der Staubblätter innerhalb der Gattung *Salix* wechselt, hat jedoch keine Art nur ein Staubblatt. Die Anzahl der Staubblätter ist eine sehr wichtige systematische Eigenschaft, die für gewisse Arten ein ganz charakteristisches Merkmal bildet (*S. triandra*, *S. pentandra*). Die Monandrie kommt auch in dem ganzen Pflanzenreich sehr selten vor, was ja sogleich ein Überblick der Klasse *Monandria* von LINNÉ zeigt. **Durch Kreuzung zweier diandrischen Weiden kann man also die sehr auffallende Eigenschaft der Monandrie, die sonst nicht bei der Gattung *Salix* vorkommt und die überhaupt im Pflanzenreich selten ist, hervorbringen.** Um dies von systematischem Gesichtspunkte eigentümliche Resultat der Kreuzung zu markieren, nenne ich das Individuum *S. monandra*. Bei Vermehrung durch Stecklinge würde es wohl gelingen, die *monandra*-Komponente zu isolieren und rein zu erhalten.

Neben den monoecischen Sektorialchimären traten auch bei der Kreuzung *viminialis*  $\times$  *daphnoides* reine und ganz normale ♀- und ♂-Individuen auf. Die Spaltung war 12 ♀:11 ♂:9 ♀ + ♂. Die Spaltung der ♀- und ♂-Eigenschaft ist also ganz normal. Die Nachkommenschaft zweier normalen Individuen wurde auch aufgezogen. Sie zeigte die Spaltung 7 ♀:5 ♂. Keine monoecischen Sektorialchimären traten hier auf. Die Verteilung der ♀- und ♂-Individuen ist auch hier ganz normal.

Durch eine ganz einfache, faktorielle Annahme werden diese Spaltungen verständlich. Nimmt man nämlich an, dass, ausser dem Geschlechtsfaktor, noch ein Faktor vorhanden ist, der Dioecie bedingt, weiter dass dieser Faktor bei den beiden Eltern heterozygot gewesen ist und bei seiner Abwesenheit die Monoecie hervortreten lässt, so erhält man, da der Geschlechtsfaktor bei dem einen Geschlecht ja immer heterozygot, bei dem anderen rezessiv ist, folgende Spaltung (der Geschlechtsfaktor = W, der Faktor für Dioecie = D).

	W D	W d	w D	w d
w D	♀ normal	♀ normal	♂ normal	♂ normal
w d	♀ normal	monoecisch	♂ normal	monoecisch

Man muss also eine Spaltung 3 ♀:3 ♂:2 Monoecischen erhalten. Gefunden wurde ja 12:11:9. Da die berechneten Zahlen auf 32 12:12:8 sind, stimmt ja das gefundene Resultat mit der theoretischen Annahme sehr gut überein.

Dass nur normale Individuen in  $F_2$  auftraten ist auch leicht verständlich. Denn wird ein Individuum, das in bezug auf D homozygot ist, für die Kreuzung verwendet, kann keine Spaltung in  $F_2$  stattfinden. Da sich die DD-Individuen zu den Dd-Individuen wie 1:2 verhalten, ist es ja auch sehr wahrscheinlich, dass bei der Kreuzung auch ein DD-Individuum benutzt worden ist.

Der Faktor D hat eine weitgehende pleiotrope Wirkung. Seine Abwesenheit bedingt nicht nur die Monoecie und die sektoriale Verteilung der Monoecie, sondern auch das Spalten der Karpellen, das Verwachsen der Staubblätter und die Sterilität sowohl der weiblichen als männlichen Geschlechtsorgane. Er ist also noch ein Beispiel davon, dass ein Faktor keine morphologisch begrenzte Wirkung hat, sondern mehrere äussere Merkmale beeinflusst. Nur die Monandrie erklärt dieser Faktor nicht, weshalb man für das Auftreten dieser Eigenschaft eine mehr komplizierte Spaltung annehmen muss, für deren Aufklärung die Individuenzahl nicht ausreicht.

### 3. Mosaikformen des Geschlechts.

Bei der Kreuzung (*repens*  $\times$  *viminalis*)  $\times$  *aurita* war das geschlechtliche Mosaik von einer ganz anderen Art als bei der oben erwähnten Kreuzung. Denn bei



Fig. 64. Übergangsformen zwischen Karpellen und Staubblättern eines  $F_2$ -Individuums der Kreuzung (*repens*  $\times$  *viminalis*)  $\times$  *aurita*. »Metamorphosans«-Form.

einigen Individuen traten in grossem Prozentsatz Blüten auf, deren Sexualblätter Zwischenbildungen zwischen Karpellen und Staubblättern waren. Derartige Individuen werden von den Systematikern *f. metamorphosans* genannt. Fig. 64 demonstriert einige der Übergangstypen. In einigen Blüten scheinen die Staubblätter bei oberflächlicher Betrachtung ganz normal zu sein. Denn die Filamente waren normal und schienen mit einer Anthere zu endigen (Fig. 64, rechts). Unterwarf man aber diese Anthere einer näheren Durchmusterung, fand man, dass sie fast wie eine Miniaturkarpelle aussah, die jedoch

rudimentäre Pollentheken trug. In anderen Blüten waren die Filamente verkürzt und die karpellenartige Ausbildung der Antheren noch deutlicher (Fig. 64, in der Mitte). In noch anderen war die weibliche Tendenz noch stärker, weil die Filamente nicht viel länger als die Stiele der Fruchtknoten waren und auch verlängerte, aber schmale und rudimentäre Karpellen trugen, die auch Tendenz zu Thekenbildung zeigten. Endlich kamen bei einem Individuum, das unten näher besprochen werden wird, normale ♀-Blüten vor. Normale ♂-Blüten traten relativ häufig auf. Die Verteilung der verschiedenen Typen, nämlich ♂ und *metamorphosans*, war auch bei diesen Sträuchern eine sektoriale, wenn auch die Grenzen zwischen den verschiedenen Typen nicht so scharf waren wie bei *viminalis*  $\times$  *daphnoides*, was indessen durch die ganz graduellen Übergänge erklärlich ist. Es traf deshalb auch ein, dass

ein Individuum, das während eines Jahres nur normale, männliche Blüten hatte, während eines anderen sowohl männliche als metamorphosierte Blüten hatte. Denn einige Sträucher, die 1911 als rein männlich notiert wurden, hatten 1917 auch metamorphosierte Blüten, während andere, die 1911 nur metamorphosierte Blüten hatten, 1917 auch männliche zeigten. Es kann natürlich leicht eintreffen, dass während eines Jahres die mindere Komponente zufällig nicht blüht. Auch kann es eintreffen, dass die eine Komponente nach und nach verdrängt wird. Die Grenze zwischen den rein männlichen und den metamorphosierten Individuen ist deshalb nicht mit Sicherheit zu ziehen.

Diese Tatsache erklärt auch die Auffassung der Systematiker, dass die metamorphosierten Formen Übergangsformen zwischen ♀ und ♂ repräsentieren, die durch Verpflanzung in ein anderes Klima reine ♀ oder ♂-Formen werden können<sup>1</sup>. Die vermutete Umwandlung ist wohl nur als ein Zurückdrängen der einen Komponente in der Weise, die ich oben angedeutet habe, anzusehen. Dass auch diese Formen nicht phylogenetisch, sondern nur morphologisch Übergangsformen repräsentieren, zeigt ja ihr diskontinuierliches Auftreten. Dass sie nicht von äusseren Faktoren verursacht sind, wird dadurch deutlich, dass sie unter denselben äusseren Verhältnissen hergestellt und aufgewachsen sind wie die grosse Anzahl normaler Sträucher meiner Kulturen.

Ein Strauch dieser Kreuzung verdient deshalb eine nähere Besprechung, weil er wirklich monoecisch war, also nur ganz wohlentwickelte und fertile Karpellen und Staubblätter trug. Die ♂-Zweige und ♂-Ähren des Strauches waren so stark überwiegend, dass ich erst nach der Blüte, als die ♂-Ähren verwelkt waren, die noch frischen ♀-Ähren entdeckte, die nur an gewissen Zweigen zu sehen waren. Fig. 65 zeigt einen Zweig dieses Strauches. Der Gipfelzweig ist fast ganz männlich. Nur an der Basis der ♂-Ähren sitzen einige ♀-Blüten. Bei den Ästen rechts sind aber die Ähren fast weiblich. Nur der Gipfel ist noch männlich. Oft waren nur wenige ♂-Blüten am Gipfel zu sehen, aber rein weiblich bis an der Spitze war keine Ähre.

Die Verteilung der ♀- und ♂-Komponenten ist hier offenbar keine sektoriale, sondern eine zonale. Diese Verteilung wird ganz verständlich, falls man die Annahme macht, dass das Individuum eine Periklinalchimäre, die aussen ♀, innen ♂ ist und weiter, dass der ♀-Mantel von dem ♂-Kern perforiert und deshalb immer mehr verdrängt wird. Eigentümlich ist, dass sowohl ♀- als ♂-Blüten bei diesem Strauch ganz normal und befruchtungsfähig waren, also keine Metamorphosierung wie bei den Sektorialchimären zeigten. Unwahrscheinlich ist aber nicht, dass dies nur eine Folgeerscheinung der ganz verschiedenen, gegenseitigen Lagerung der ♀- und ♂-Komponenten der beiden Typen ist. Sträucher, die wie der letzt erwähnte sowohl ♀- als ♂-Blüten in derselben Ähre haben, werden von den Floristen *f. androgyna* genannt. Der Unterschied

<sup>1</sup> Diskussion dieser Frage bei LUNDSTRÖM, A. N., Studier öfver Slägtet *Salix*. Stockholm 1875. S. 32 u. f.

zwischen der *f. metamorphosans* und *f. androgyna* sollte also sein, dass die erstere eine Sektorialchimäre, die letztere eine Periklinalchimäre in bezug auf das Geschlecht ist.



Fig. 65. Monoecisches Individuum der Kreuzung (*repens*  $\times$  *viminalis*)  
 $\times$  *aurita*. »*Androgyna*«-Form.

Die Verteilung der Individuen der Kreuzung war 5 ♀ : 4 Chimären : 1 ♂ (das wahrscheinlich auch zu dem Typus der Sektorialchimären gehörte; vgl. oben s. 129). Die Chimären bildeten einen ebenso grossen Prozentsatz als die ♀. Die Spaltung ist hier gewiss eine ganz andere und von einem ganz anderen Faktor bedingt, als bei der oben erwähnten Kreuzung *viminalis*  $\times$  *daphnoides*. Auch das Aussehen der Chimären ist ein ganz anderes. Da es das männliche Geschlecht ist, dass umge-



wandelt wird, liegt es ja nahe, einen Faktor anzunehmen, der bei seiner Anwesenheit das ♂-Individuum in *f. metamorphosans* umwandelt. Wir nehmen also an, dass ausser dem Geschlechtfaktor, F, noch ein Faktor M in der Spaltung beteiligt ist. Dieser ist bei dem ♀-Elter homozygot gewesen, was aber morphologisch nicht ersichtlich war, da er keine Wirkung auf das ♀-Individuum hat. Der ♂-Elter konnte nicht diesen Faktor enthalten, weil er normal war. Der Geschlechtfaktor ist wie immer bei dem einen Geschlecht heterozygot, bei dem anderen rezessiv. Unter dieser Annahme erhalten wir folgende Spaltung, falls wir den Geschlechtfaktor W (weiblich), den Umwandlungsfaktor M (*metamorphosans*) nennen.

	W M	w M
w m	♀ normal	♂ metamorph.

Man erhält also normale ♀ und metamorphosierte ♂ im gleichen Verhältnis. Mit dieser Erwartung stimmen ja die oben angegebenen Zahlen gut überein, falls man nämlich annimmt, dass das männliche Individuum nur scheinbar rein männlich ist.

Auch eine  $F_2$  dieser Kreuzung wurde aufgezogen. Ein ♀-Individuum wurde nämlich mit dem oben erwähnten überwiegend männlichen, androgynen Individuum gekreuzt. Da alle ♀-Individuen die faktorielle Konstitution Ww Mm, alle ♂-Individuen ww Mm haben, muss die Spaltung in folgender Weise ausfallen.

	W M	W m	w M	w m
w M	♀ normal	♀ normal	♂ metamorph.	♂ metamorph.
w m	♀ normal	♀ normal	♂ metamorph.	♂ normal

Man erhält also die Spaltung 4 ♀ : 1 ♂ : 3 *metamorphosans*. Gefunden wurde 10 ♀ : 1 ♂ : 7 *metamorphosans* (eines dieser Individuen war androgyn). Da für die Individuenzahl 18 die erwartete Spaltung 9:2,25:6,75 ist, ist ja die Übereinstimmung auch in diesem Falle gut, weshalb auch die gemachte Annahme der faktoriellen Natur der Spaltung als wahrscheinlich angesehen werden kann.

Diese Kreuzung liefert auch den Beweis, dass die androgynen und die metamorphosierten Individuen nicht als genotypisch verschieden angesehen werden können. Den der ♂-Elter war androgyn, aber die Nachkommenschaft wird zum grössten Teil metamorphosiert. Der Unterschied besteht also nur in der Anordnung der ♀- und ♂-Komplexe.

Mit den von BAUR<sup>1</sup> beschriebenen Chimären in bezug auf die Blattfarbe stimmen die Chimären des Geschlechts wohl äusserlich überein, nicht aber in bezug auf den Vererbungsmodus. Denn die weissen und grünen Komponenten einer weissrandigen Chimäre von *Pelargonium* sind rein, geben nur weisse oder grüne Nachkommenschaft. Die oben erwähnte Spaltung von ♀  $\times$  *androgyna* ist aber nur erklärlich, falls man die Annahme macht, dass die morphologisch gesehen reinen ♂-Komponenten der Periklinalchimäre jedoch den Faktor M<sup>1</sup> enthalten, ebenso wie die metamorphosierten Teile eines Individuums. Sie erinnern in dieser Hinsicht an die von CORRENS<sup>2</sup> beschriebenen *striata*-Pflanzen in bezug auf die Blütenfarbe bei *Mirabilis*. Diese *gilvaroseostriata*-Pflanzen geben nämlich Zweige, die ganz rote Blüten tragen. Aber in bezug auf die Nachkommenschaft, also auch in bezug auf die faktorielle Konstitution, verhalten sich diese Zweige wie die gestreift blühenden Zweige.

---

<sup>1</sup> BAUR, E., Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der »Varietates albomarginatae hort.« von *Pelargonium zonale*. — Zeitsch. f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre, Bd 1, 1909, S. 330.

<sup>2</sup> CORRENS, C., Der Übergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei buntblättrigen und gestreiftblühenden *Mirabilis*-Sippen. — Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd 28, 1910, S. 418.

## Kap. IX. Diskussion der Fragen der Artbildung und Evolution.

Die vorliegende Analyse mehrerer Arten der Gattung *Salix* zeigt so klar, wie man es wohl verlangen kann, dass auch die **Artbastarde Spaltung und Rekombination unterzogen sind**, eine polymorphe Nachkommenschaft ergeben. Die  $F_2$ -Nachkommenschaften sind sehr polymorph, die Nachkommenschaft einer Kreuzung zweier verschiedenen Bastarde noch polymorpher, die Rückkreuzungen und die Kreuzungen eines Bastards mit einer dritten Art weniger variabel, was alles unter der Annahme mendelscher Spaltung ganz verständlich ist.

Die Untersuchungen haben indessen auch ergeben, dass die **phaenotypisch und habituell gesehen sehr grosse und oft ganz befremdende Variabilität der Bastardnachkommenschaften auf ein unerwartet einfaches faktorielles System zurückgeführt werden kann**. Die Auffassung, dass die habituellen Charaktere, die morphologisch grossen und die systematisch wichtigen Differenzen der Arten, auch genotypisch gesehen sehr kompliziert seien, hat sich als nicht richtig herausgestellt. Auch die Ansicht, dass nur die Eigenschaften mendeln, die das äussere Kleid des Organismus betreffen, hat sich als unrichtig erwiesen. Denn ganz fundamentale Eigenschaften, die über das physiologische Gleichgewicht, den anatomischen Aufbau und die Vitalität des Individuums entscheiden, sind Spaltung und Rekombination unterzogen. Es hat sich auch ergeben, dass diese Eigenschaften, genotypisch gesehen, oft von denselben Faktoren abhängig sind, die gleichzeitig eine grosse morphologische Differenz bedingen.

Die **Faktoren der Artmerkmale, also die der grossen habituellen Differenzen, unterscheiden sich von denen der Varietätsmerkmale nur durch ihre Reaktionsweise, indem sie fast alle Organe und Funktionen des Individuums beeinflussen, also eine ganz diffuse oder pleiotrope Wirkung haben**. Dieser Unterschied ist aber gewiss nur ein scheinbarer. Denn zwar haben die Faktoren der Varietätsmerkmale in bezug auf ein gewisses Organ einen ganz frappanten morphologischen Effekt (Blütenfarbe, Behaarung), dass sie aber auch andere morphologische Eigenschaften beeinflussen, ist schon mehrmals während

der letzten Jahre erwiesen. Eine genauere Analyse würde gewiss erweisen, dass die pleiotrope Wirkungsweise auch der Varietätsfaktoren eine ganz allgemeine Erscheinung ist. **Der Unterschied zwischen Art- und Varietätsmerkmalen ist also nur ein morphologischer, kein genotypischer. Er reduziert sich zu einem Unterschied der Benennung.** Denn weder in bezug auf die Spaltung und Rekombination noch in bezug auf die faktorielle Komplikation sind die Artmerkmale von den Varietätsmerkmalen verschieden. Denn während die morphologische Eigenschaft der Blütenfarbe bei *Antirrhinum majus* von mehr als zehn mendelnden Faktoren abhängig ist, ist der grosse habituelle Unterschied zwischen *Salix viminalis* und *caprea* in bezug auf Wuchsform und Blattform nur von drei mendelnden Faktoren bedingt, der zwischen *viminalis* und *daphnoides* sogar nur von zwei.

Hiermit habe ich natürlich nicht behaupten wollen, dass die genannten *Salix*-Arten sich **nur** in bezug auf drei resp. zwei Faktoren unterscheiden. Ich habe nur hervorheben wollen, dass **die fundamentalen Differenzen, die habituellen Differenzen der Systematiker**, nur diese Anzahl betragen. Denn tatsächlich habe ich konstatieren können, dass andere Eigenschaften, die zwar auch zum Teil systematisch als essentiell angesehen werden, die aber nicht habituell, sondern mehr ausmeisselnd wirken, unabhängig von den genannten Faktoren spalten (Narbenlänge, Behaarung der Blätter und Staubblätter, Blütezeit, gewisse anatomische und physiologische Differenzen).

Wenn aber auch die faktorielle Zusammensetzung der Arten gewiss eine bedeutend einfachere ist, als man gewöhnlich jetzt annimmt, so wird jedoch die **phaenotypische** Variabilität, die man bei Kreuzung zweier Arten erhält, eine auffallend grosse, weil diese Faktoren rekombiniert werden. Hierbei entstehen sowohl zahlreiche intermediäre Abstufungen zwischen den Stammarten als stark abweichende Phaenotypen, die an ganz andere Arten als die Eltern erinnern oder ganz eigenartige Phanootypen repräsentieren (extravagante Typen). Man erhält also sowohl Gradationsserien (**Evolutionsserien**) als diskontinuierliche Abweichungen (**neue Arten**). **Sie sind aber weder Evolutionsserien noch neue Arten. Sie sind nur der Ausdruck der Neukombination genotypischer Faktoren, die also neue Reaktionsprodukte bilden.**

Aus dieser Tatsache erhellt es, dass ein Versuch, Evolutionsserien zu konstruieren und sich über phylogenetische Verwandtschaft und Neubildung zu äussern nur auf die Grundlage der morphologischen Beobachtung als ganz verfehlt und irreführend angesehen werden muss. Denn was morphologisch eine sehr schöne Evolutionsserie ist, braucht es nicht phylogenetisch zu sein. Und was morphologisch eine neue Art ist, weil das Individuum ebenso stark von anderen abweicht wie die Individuen zweier Arten unter sich, braucht kein Hinzukommen einer ganz neuen Eigenschaft (eines neuen Faktors), sondern nur eine neue Kombination von schon vorhandenen Faktoren zu sein, die morphologisch extravagant ausfällt. Stimmt der extravagante Typus mit anderen schon vorhandenen Arten überein, muss er natürlich morphologisch in diesen eingeordnet werden. So mussten gewisse

Sträucher der Kreuzung *viminialis*  $\times$  *caprea* in den Bastarden *viminialis*  $\times$  *cinerea*, *viminialis*  $\times$  *aurita*, *aurita*  $\times$  *repens* (vielleicht  $\times$  *nigricans*) und *repens*  $\times$  *viminialis* eingeordnet werden. Gewisse der Bastarde (*cinerea*  $\times$  *purpurea*)  $\times$  *caprea* hatte man wohl für *phylicifolia*-Bastarde gehalten. Ein Individuum der Kreuzung (*repens*  $\times$  *viminialis*)  $\times$  *repens* hatte man gewiss für einen Bastard mit *S. babylonica* oder *S. alba* gehalten, obgleich diese Arten mit den Eltern des Bastards nicht mehr gekreuzt werden können (*S. amerinoides*). Ein Individuum der Kreuzung (*cinerea*  $\times$  *purpurea*)  $\times$  (*purpurea*  $\times$  *viminialis*) wich in allen Eigenschaften so stark von den Eltern ab, dass man über seine Herkunft ganz zweifelhaft gewesen wäre (*S. pendulifolia*). Mehrere Individuen der Kreuzung *viminialis*  $\times$  *daphnoides* waren monoecisch, und die Staubblätter waren verwachsen, wie bei *purpurea*-Bastarde. Ein Individuum dieser Kreuzung hatte monandrische Blüten, was sonst nicht in der Gattung vorkommt und überhaupt im Pflanzenreich sehr selten ist (*S. monandra*).

Diese Auswahl nur der extremsten extravaganten Typen darf wohl zeigen, dass die morphologische Beurteilung sehr irreführend sein kann, und dass dieser deshalb keinen Wert für eine Klärung phylogenetischer Fragen zugesprochen werden kann. Die morphologischen Wissenschaften, nämlich die Systematik und die experimentelle Morphologie, können deshalb zu der Lösung des Problems der Artbildung nicht beitragen. Denn das einzige Kriterium, das man bei Forschungen dieser Art an Wahrem und Falschem hat, ist die subjektive Schätzung und die einzige Sicherheit der Richtigkeit einer Ansicht bietet die subjektive Gewissheit. Die kühne Verwerfung des Wertes morphologischer Untersuchungen für die Lösung phylogenetischer Fragen, die LOTSÝ<sup>1</sup> tut, obgleich er selbst einen grossen Teil seiner Lebensarbeit den Untersuchungen dieser Art gewidmet hat, darf wohl auch als ein Vorzeichen der Zeit betrachtet werden.

Weil die linnéischen Arten nur morphologische Durchschnittstypen sind, können sie nicht die Basis einer Diskussion der Artbildung und Evolution bilden. LOTSÝ<sup>2</sup>, der während der letzten Jahre in mehreren Abhandlungen diese Frage von konsequentem mendelschen Standpunkte mit sympatischer Frische und Vorurteilsfreiheit behandelt hat, meint deshalb auch, dass die wahren biologischen Einheiten, nämlich die Homozygoten (die »reinen Linien« von JOHANNSEN) als Arten betrachtet werden müssen. Er nennt deshalb auch nur diese Spezies, während die linnéischen Arten Linnéonten genannt werden. Ausserdem hat er eine Zwischenkategorie, die Jordanonten,

<sup>1</sup> LOTSÝ, J. P., Evolution, Haag 1916.

<sup>2</sup> LOTSÝ, J. P., Versuche über Artbastarde und Betrachtungen über die Möglichkeit einer Evolution trotz Artbeständigkeit. — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre, Bd 8, 1912, S. 325.

—, Fortschritte unserer Anschauungen über Deszendenz seit Darwin und der jetzige Standpunkt der Frage. — Progressus rei botanicae, Bd 4, 1913, S. 361.

—, La théorie du croisement. — Archives Néerlandaises, Ser. 3 B, Bd 2, 1914, S. 178.

—, Qu'est-ce qu'une espèce? — Archives Néerlandaises, Ser. 3 B, Bd 3, 1916, S. 57.

—, Evolution. — Haag 1916.

die den Kleinspezies von JORDAN entsprechen, also die morphologisch gesehen nicht variablen Formen.

Über die Unzweckmässigkeit, einen fest eingebürgerten Begriff auf eine ganz andere Sache als die ursprünglich gemeinte zu überführen, hat sich schon LEHMANN<sup>1</sup> in bezug auf die vorliegende Frage geäußert. Ich muss ihm in dieser Meinung ganz beistimmen. Und es scheint mir, als ob auch von rein vererbungstheoretischem Gesichtspunkte kaum die Klassifizierung von LOTSYS zweckmässig wäre.

Bei Selbstbefruchtung lässt sie sich zwar recht gut durchführen, weil diese auch in wildwachsenden Beständen sich selbst auf Konstanz züchten. Die Homozygoten überwiegen stark und werden nur selten unter sich gekreuzt, weshalb man auch homozygote Deszendenzreihen, reine Linien, d. h. Spezies im Sinne LOTSYS, erhält. Die Linnéonten sind deshalb von Homozygoten zusammengesetzt, und diese überwiegen je mehr, desto strenger die Selbstbefruchtung ist. Hier kann ja die Einteilung von LOTSYS recht gut passen. Nur kann man bemerken, dass hier wohl kein Raum für die Klasse der Jordanonten ist, weil ja auch sehr komplizierte Heterozygoten nach nicht sehr vielen Generationen sich in Homozygoten auflösen. Also, auch die quantitativen Eigenschaften, die nicht mit Sicherheit morphologisch beurteilbar sind, und die das Aufstellen dieser Kategorie von Varianten rechtfertigen sollten, gehen ebenso wie die qualitativen Differenzen in den homozygoten Zustand durch die wiederholte Selbstbefruchtung über.

Ganz anders stellt sich die Sache heraus, falls wir mit Fremdbefruchtung zu tun haben. Nach den Spaltungsregeln muss nämlich eine einmal entstandene Heterozygotie bei freier Durchkreuzung des Bestandes sich auch in folgenden Generationen beibehalten. Da die linnéischen Arten gewöhnlich mehrere spaltende Eigenschaften aufzeigen, müssen die Heterozygoten stark über die Homozygoten überwiegen. Denn falls wir 10 Differenzen innerhalb einer Art annehmen — und diese Annahme ist wohl für die Mehrzahl der linnéischen Arten gar zu bescheiden — so müssen, da die konstanten Kombinationen gleich der Anzahl der Gametenarten sind, also  $2^{10}$ , die Homozygoten 1024 sein. Aber die Anzahl der möglichen Kombinationen ist  $4^{10}$ , also 1048576. Von diesen sind alle, die 1024 konstanten Kombinationen ausgenommen, also 1047552, wenigstens in einem Faktor heterozygot. Die Heterozygoten sind deshalb 1000 Mal so viel als die Homozygoten. Die letzteren sind also reine Seltenheiten. Aber noch schlimmer ist, dass diese Homozygoten zum überwiegenden Teile mit Heterozygoten befruchtet werden, weshalb sie in der folgenden Generation spalten, also nicht mehr Arten im Sinne von LOTSYS sind. Die Fremdbefruchter enthalten deshalb nur ephemäre »Arten«, keine konstante Deszendenzreihen oder reine Linien. Da die Fremdbefruchter die überwiegende Anzahl der Pflanzenarten und fast alle

---

<sup>1</sup> LEHMANN, E., Lotsys Anschauungen über die Entwicklung des Deszendenzgedankens seit Darwin und den jetzigen Standpunkt der Frage. — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre, Bd 11, 1913, S. 105. — LOTSYS Antwort und LEHMANN'S Replik ebenda, Bd 12, 1914, S. 150 u. 154.

Tierarten umfassen, sind die wirklichen lotsyschen Arten zu den ephemären nur ein geringer Bruchteil. Was man bei Fremdbefruchtern Jordanonten nennen soll, ist auch nicht einzusehen.

Aber noch grössere Schwierigkeiten stehen dem lotsyschen Artbegriff entgegen. Wir haben gewisse Faktoren, die nur heterozygot vorkommen, wie z. B. die Faktoren, die gelbe Pelzfarbe gewisser Mäuserassen und die Rotnervigkeit und die *lacta-velutina*-Eigenschaft bei *Oenothera Lamarckiana* bedingen. Lotsysche Arten mit diesen Eigenschaften können also niemals entstehen. Und besonders wichtig ist, dass auch der Faktor für das Geschlecht zu dieser Kategorie gehört. Denn bei dioecischen Pflanzen und Tierarten ist entweder das weibliche oder das männliche Geschlecht immer heterozygot. Der Artbegriff von LOTSY hat also die paradoxe Konsequenz, dass wir nur in bezug auf das eine Geschlecht Arten haben, während sonst ganz ähnliche Genotypen des anderen Geschlechts nicht Arten sind.

Nicht nur aus traditionellen Gründen und aus den eben behandelten vererbungstheoretischen Tatsachen halte ich es für das richtigste, den Begriff Art für die linnéischen Arten fortwährend zu benutzen, sondern auch deshalb, weil wir für die wirklichen biologischen Einheiten schon allgemein verwendete, von vererbungstheoretischem Gesichtspunkte gesehen sehr treffende und nicht mit den vagen Begriffen der Systematiker konfusionible Bezeichnungen haben. Ich meine die Ausdrücke **Genotypus** und **reine Linie** von JOHANNSEN. Genotypus sagt ja klar aus, dass gewisse Individuen eine identische faktorielle Zusammensetzung haben, isogen sind, wie JOHANNSEN es ausdrückt. Sie können sonst homo- oder heterozygot sein. Dieser Terminus führt deshalb nicht zu den fatalen Konsequenzen, die ich oben in bezug auf den lotsyschen Artbegriff aufgewiesen habe. Sagt man also, dass eine linnéische Art von mehreren Genotypen zusammengesetzt ist, so hat man auch **alle** Individuen der Art einbegriffen, während LOTSY den ganz artifiziellen Unterschied zwischen »Arten« und »Hybriden« machen muss. Will man weiter hervorheben, dass ein Individuum homozygot ist und eine isogene, homozygote Nachkommenschaft gibt, so hat man den trefflichen Terminus »reine Linie« von JOHANNSEN, um dies hervorzuheben. Dieser Terminus hat natürlich eine begrenzte Anwendung, und die Schwäche des lotsyschen Artbegriffes ist, dass er ihn mit »den reinen Linien«, nicht mit den Genotypen gleichgestellt hat. Warum er dies gemacht hat, ist aber leicht verständlich. Er meinte, dass die systematischen Arten für die Frage der Artbildung nicht geeignete Objekte darboten, weil sie heterogen sind. Er musste also zu den Einheiten gehen, die für das Studium der Artbildung einwandfreie Objekte darboten. Bei den Genotypen konnte er nicht bleiben, weil diese zum Teil noch heterozygot sind. Was er suchte, fand er in den reinen Linien. Diese nannte er dann auch Arten, weil sie die einzigen waren, die für die experimentelle Klarlegung der Artbildung geeignet waren.

Aber glücklicher wäre es gewiss gewesen, falls LOTSY nicht den **Artbegriff** geändert hätte, sondern den **Begriff der Artbildung**. Denn unter diesem Begriff stecken drei ganz verschiedene Prozesse nämlich

die **Bildung der linnéischen Arten (Artbildung)**

die **Bildung der Genotypen dieser Arten (Genotypenbildung)**

die **Bildung der Genen (Genenbildung)**.

Da die linnéischen Arten von Genotypen zusammengesetzt sind, ist die Genotypenbildung gleichzeitig das konstituierende Moment der Artbildung. Dass eine überaus reiche Genotypenbildung durch Kreuzung und Rekombination stattfindet, dafür liefern ja die letztvergangenen 17 Jahre der Mendelforschung einen so überwältigenden Beweis, dass diese Tatsache ja nicht weiter diskutiert werden braucht. Die Genotypenbildung durch Kreuzung ist also die Ursache der Variabilität. Sie ist also auch die Ursache der Variabilität der linnéischen Arten. Die Varietäten und Formen dieser Arten müssen deshalb ebenso alt wie die Arten sein, sind nicht, wie DARWIN meinte, später entstanden, aus den Arten entwickelt.

Diesen Gedankengang hat LOTSY in seiner »Theorie der Evolution durch Kreuzung« entwickelt, und ich schliesse mich in diesem Punkte seiner Anschauung unbedingt und lebhaft an. Durch seine experimentellen Versuche mit *Antirrhinum* hat er auch veranschaulichen können, wie eine neue Art, also ein stark habituell abweichender Typus, durch Kreuzung zweier Arten entsteht. Aus der Kreuzung *Antirrhinum glutinosum*  $\times$  *majus*, die von BAUR ausgeführt und später von LOTSY weiter studiert worden ist, erhielten sie in  $F_2$  gewisse Individuen, die in bezug auf die Blütenform mehr an *Rhinanthus* als *Antirrhinum* erinnerten. LOTSY hat die Nachkommenschaft dieser Individuen verfolgt. Sie weichen nicht nur in bezug auf die Blütenform, sondern auch in bezug auf die Blattform von den Elternarten erheblich ab, repräsentieren grosse Habitusänderungen. Sie sind auch in bezug auf diese Charaktere konstant. In bezug auf Blütengrösse und Blütenfarbe waren sie aber variabel. Aus dieser Kreuzung entsteht also eine Anzahl Individuen, die eine so scharfe habituelle Abweichung von den Eltern zeigen wie die linnéischen Arten unter sich, und gleichzeitig mit der Art entstehen auch ihre Varietäten. LOTSY nennt diese Art *Antirrhinum rhinanthoides*. Durch dieses Experiment hat also LOTSY sehr instruktiv den Prozess der Artbildung veranschaulichen können.

Ebenso stark wie *Antirrhinum rhinanthoides* von seinen Eltern abweicht, unterscheiden sich die Individuen, die ich oben *S. amerinoides*, *S. pendulifolia* und *S. monandra* genannt habe, von ihren Elternarten. Zwar erhielt ich von diesen nur je ein einziges Individuum, aber nur die relativ geringe Anzahl der Individuen, über die ich zufolge der Natur des Experimentalmaterials verfügte, verursacht diesen Unterschied. Hätte ich grosse Nachkommenschaften aufziehen können, ist es wohl kaum zu bezweifeln, dass ich mehrere Individuen dieser habituellen Abweichungen erhalten hätte, die sich in bezug auf die nicht habituellen Eigenschaften die sonstige Rekombinations-



variabilität der Kreuzungsnachkommenschaft gezeigt hätten, ebenso wie die *Antirrhinum rhinanthoides*-Individuen.

Da also die spaltenden Faktoren zweier Arten Kombinationen bilden, die eine erhebliche morphologische Abweichung zeigen, entsteht die Art der Systematiker. Die starke Habitusänderung wird gewiss durch die Rekombination stark pleiotroper Faktoren verursacht. Dieselbe Faktorenkonstellation kann natürlich mehrmals realisiert werden, vielleicht aus mehreren Artkreuzungen. Alle Individuen, die dieselbe Abweichung zeigen, werden aber von den Systematikern zusammen aussortiert. Folglich muss die systematische Art ein phylogenetisches Konglomerat sein. Sie ist auch ein genotypisches Konglomerat, weil die Faktoren, die nicht auf die habituellen Eigenschaften stärker gestaltend wirken, sehr viele Kombinationen repräsentieren können.

Das Entstehen einer systematischen Art ist also gleich dem Entstehen der Genotypen, aus denen sich die Art zusammensetzt. In dem Entstehen der Arten steckt also kein spezielles Problem. Aber wie können sich die Arten herausdifferenzieren, so dass wir nicht zwischen Arten, die oft zusammen vorkommen und die sich leicht kreuzen, wie z. B. *Salix caprea* und *viminalis*, mehr Bastardkombinationen als Arten erhalten? Hier muss natürlich ein selektorischer Prozess eingreifen. Denn ich habe oben gezeigt, dass die Kreuzung der genannten Arten nur einmal auf 64 Individuen die reinen Eltern zurückgibt, weshalb die Bastardkombinationen, falls die Bedingungen für die Kreuzung günstig sind, bald sehr stark überwiegen müssen.

Aber mehrere befruchtungsphysiologische und biologische Tatsachen sind bekannt, die selektorisch stark eingreifen müssen, um die Arten zu begünstigen. Es ist schon seit KÖLREUTERS<sup>1</sup> genialen Versuchen über Bastardbefruchtung im Pflanzenreiche in dem achtzehnten Jahrhundert bekannt, dass eine Art, die gleichzeitig mit dem eignen Pollen und mit dem einer anderen Art, mit der sie sonst leicht bastardiert, befruchtet wird, nur Nachkommen des Artentypus gibt. GÄRTNER<sup>2</sup> hat ähnliche Versuche gemacht und dasselbe Resultat erhalten. Eine befruchtungsphysiologische Erklärung dieses eigentümlichen Resultates scheinen mir Versuche zu geben, die ich mit *Oenothera Lamarckiana* und *gigas* gemacht habe, um die Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche zu ermitteln<sup>3</sup>. Wurde *O. Lamarckiana* mit *Lamarckiana*-Pollen befruchtet, erreichten die Pollenschläuche nach 19 Stunde die Ovula, wurde diese Art mit *gigas*-Pollen befruchtet, war die Befruchtung erst nach 21 Stunden erzielt. Es ist dann auch klar, dass eine gleichzeitige Befruchtung mit den beiden Pollenarten nur oder jedenfalls

<sup>1</sup> KÖLREUTER, D. J. G., Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen nebst Fortsetzungen 1, 2 und 3, 1761—1766. — Ostwalds Klassiker Nr. 41.

<sup>2</sup> GÄRTNER, C. F. v., Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart 1849.

<sup>3</sup> HERIBERT-NILSSON, N., Pollenslangarnas tillväxthastighet hos *Oenothera Lamarckiana* och *gigas*. — Botaniska Notiser 1911, S. 19.

fast nur *Lamarckiana*-Pflanzen ergeben haben musste. Falls also die Pollenschläuche im Griffel einer anderen Art langsamer wachsen als in dem der eignen Art, muss Bastardbildung gehindert oder beträchtlich herabgesetzt werden, auch in einem Bestand, wo die Arten zusammen wachsen, und auch falls die Arten bei dem Ausschluss des eigenen Pollens sich leicht kreuzen.

Dass die Bastarde, falls sie nun wirklich gebildet werden, jedoch nicht mit den Arten konkurrieren können, beruht auch darauf, dass sie in grösserem oder geringerem Prozentsatz unregelmässigen, nicht befruchtungsfähigen Pollen haben. Dass dies auch die Weidenbastarden betrifft, hat WICHURA durch eingehende Untersuchungen gezeigt.

Meine Versuche haben weiter gezeigt, dass eine nicht unbeträchtliche Anzahl der Rekombinationen eine geringere Lebensfähigkeit haben als die Arten. Anatomische Störungen betreffs des harmonischen Zuwachses der Gewebeteile und physiologische Störungen in bezug auf die Periodizität oder herabgesetzte Winterfestigkeit und Resistenz gegen *Melampsora* setzen die Vitalität der Individuen so stark herab, dass sie gewiss nicht in einem wildwachsenden Bestand existenzfähig wären.

Wenn auch mehrere Arten durch Naturselektion so stark differenziert sind, dass ihre Faktoren nicht mehr bei Kombination durch Kreuzung vollkommen vital reagieren, so gibt es indessen auch Arten, die dort, wo sie gesellig wachsen, sich so stark durcheinander kreuzen, dass die Bastarde tatsächlich die Arten überwiegen. Beispiele dergleichen *Salix*-Arten bieten *aurita* und *cinerea* in Schonen, *nigricans* und *phylicifolia* sowie *nigricans* und *cinerea* im nördlichen Schweden. In diesem Falle sind die habituell distinkteren Genotypen nicht herausdifferenziert, und hier beginnt der unlösbare Streit der Systematiker.

Aus der obigen Diskussion geht hervor, dass das Problem der Artbildung ein genotypisches und ein selektorisches ist. Die Arten sind von genotypischem Gesichtspunkte Genotypenmischungen, deren durchschnittliches morphologisches Aussehen von pleiotropen Faktoren dirigiert wird. Die pleiotrope Wirkung der Faktoren erklärt auch, weshalb die Systematiker oft so viele charakteristische Merkmale der Arten geben können. **Sie beschreiben nämlich nur die diffuse Reaktion ein und desselben Faktors in den verschiedenen Organen des Individuums** Da diese Faktoren anwesend sein müssen, um der Art die essentiellen Charaktere der Systematiker zu verleihen, müssen sie auch homozygot oder annähernd homozygot sein. Da die übrigen, unwesentlichen Charaktere oder die Varietätsmerkmale der Art nicht homozygot werden dürfen, denn sonst trat ja keine Variation ein, so folgt hieraus, dass sämtliche oder die Mehrzahl der Gameten der Art die sogenannten Arteigenschaften (die pleiotropen Faktoren) enthalten, während die Varietätseigenschaften (die übrigen Faktoren) nach der mendelschen Regel auf die Gameten verteilt werden. Folglich muss die Frequenz der Gameten, die die pleiotropen Faktoren enthalten, grösser sein als die Frequenz

jeder Art von Gameten, die einen spaltenden Faktor führen. Man könnte also die Art von genotypischem Gesichtspunkte folgendermassen definieren: **Art** ist eine Kombinationssphäre, wo der Durchschnittstypus von der Frequenz der Gametenarten bedingt ist, und wo die Variabilität von der Anzahl spaltender Faktoren bestimmt wird. Schneiden sich die Kombinationssphären zweier Arten, wird die Abgrenzung willkürlich.

Wenn also der genotypische Moment der Artbildung uns verständlich ist, weil wir ihn experimentell nachahmen können, so liegt nicht der andere Moment, nämlich der selektorische, die Herausdifferenzierung der Arten so klar. Dass aber der darwinsche Gedanke der Naturselektion, die während langer Zeiträume gewirkt hat, eine sehr acceptable Erklärung dieser Erscheinung gibt, kann anderseits nicht und wird wohl allgemein nicht bezweifelt werden. Nur muss man die Konsequenz dieser Auffassung nehmen, dass die heutigen Arten, weil sie nach unzähligen Kreuzungsexperimenten der Natur als die vitalsten Kombinationssphären (Genotypenmischungen) aussortiert sind, auch die einzigen sind, die im Kampfe ums Dasein existieren können. Ich meine also, dass alle neue Arten, die wir experimentell hervorbringen können, höchst wahrscheinlich schon früher von dem gewaltigen Experimentator, der Natur, versucht sind, aber als minderwertig ausgeschieden sind. Für die Theorie der Evolution ist ja diese Konsequenz sehr fatal.

Dass die **Variabilität** durch eine Genotypenbildung durch Kreuzung ihre Erklärung erhält, und dass morphologisch gesehen neue Arten durch Kreuzung entstehen können, wie LORSY meint, stimme ich ganz bei. Ob aber eine **Evolution** auf diese Weise möglich ist, halte ich aber aus oben angenommenen Gründen für mehr als fraglich.

Wir müssen deshalb auch einen Überblick über die letzte Kategorie des Sammelbegriffes der »Artbildung«, nämlich die Genenbildung, machen, um nachzusehen, ob die experimentelle Forschung uns aus den Schwierigkeiten helfen kann, in denen wir in bezug auf das Problem der Evolution geraten sind. Entstehen heutzutage neue Genen, die vitalere Kombinationen (Genotypen) bilden als die jetzt vorhandenen? **Können also die biologischen Einheiten (die Faktoren) mit nicht biologischen Stoffen, die von dem Organismus assimiliert werden, reagieren, und ganz neue Genen bilden?** So muss man unbedingt bei dem heutigen Stand der Vererbungswissenschaft die Frage stellen. Denn an phantastischen Erklärungen, wie die »des Vervollkommenungstriebes« oder der »Zielstrebigkeit« können wir nicht mehr bauen. Auch der Lamarckismus, der die Artbildung als eine Umwandlung des ganzen Organismus durch äussere, meist physikalische Faktoren erklärt, und der ganz und gar auf einer Verwechslung der Reaktionsweise des Phaenotypus mit erblicher Umwandlung fusst, kann, wie JOHANNSEN<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup> JOHANNSEN, W., Elemente der exakten Erblchkeitslehre, Jena 1913.

BATESON<sup>1</sup> und BAUR<sup>2</sup> eingehend auseinandergesetzt haben, nicht ein einziges, einwandfreies experimentelles Resultat aufzeigen, weshalb diese Artbildungstheorie unter die ganz spekulativen einrangiert werden muss.

Die Beantwortung der Frage, ob neue Genen entstehen können, ist nur durch Untersuchungen von homozygoten Deszendensreihen, also von reinen Linien, möglich. Mehrere Versuche, die während der letzten Jahre unter diesen Kautelen ausgeführt sind, haben sehr übereinstimmend das Resultat ergeben, dass ein Auftreten positiver Gene nicht zu konstantieren ist, während man sehr viele Fälle kennt, die einen Verlust eines Genes zu demonstrieren scheinen. Da aber diese Verlustmutationen vielleicht auch als Spaltungsprodukte erklärt werden können, weil ein faktoriell gesehen sehr einfacher polymerer Reduplikationskomplex aufgelöst wird, wie ich faktoriell zu veranschaulichen versucht habe<sup>3</sup>, ist wohl der spontane Verlust von Genen noch fraglich. Übrigens hilft uns das Konstatieren von Verlustmutanten sehr wenig für die Frage der Evolution. Zwar wird es mit der Annahme von Verlustmutation verständlich, wie Differenzpunkte entstehen, wie also eine fortgesetzte Variabilität durch Spaltung und Rekombination möglich wird. Aber die Konsequenz dieser Auffassung ist notwendig, dass die niedrigsten Organismen mehr Genen als die höchsten haben müssen. Denn jeder Schritt der Entwicklung kostet ein Gen. Man muss also annehmen, dass eine höhere morphologische Differenzierung mit einem Verlust, nicht mit einem Hinzukommen verbunden ist. Die Evolution wird deshalb nur morphologisch gesehen eine Entwicklung von Niedrigem zu Höherem, genotypisch gesehen wird sie eine Degeneration.

Diese Auffassung ist konsequent. Sie ist nur für unsre morphologische Auffassung der Entwicklung der Organismenwelt, die eigentlich nur auf das ganz willkürliche Postulat basiert, dass alles, was gross und reich differenziert ist, auch hoch entwickelt ist, wiederwärtig. Eine derartige Theorie der Evolution durch Degeneration wurde schon 1911 von HAGEDOORN<sup>4</sup> skizziert. LOTSY nahm auch in seinen ersten Abhandlungen über Artbildung durch Kreuzung eine reiche Verlustmutation für die Differenzierung der Organismenwelt an, was wohl auch für seine Theorie konsequenter war. Später hat er aber die Existenz der Verlustmutanten bezweifelt (in seinem Buche über »Evolution«). Auch BATESON<sup>5</sup> zeigt streng darauf hin, dass wir vor der Konsequenz stehen, unsre Auffassung der Evolution in der oben angegebenen Weise zu revidieren.

<sup>1</sup> BATESON, W., Problems of Genetics. New Haven 1913.

<sup>2</sup> BAUR, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1914.

<sup>3</sup> HERIBERT-NILSSON, N., Eine mendelsche Erklärung der Verlustmutanten. — Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd 34, 1916, S. 870.

<sup>4</sup> HAGEDOORN, A. L., Autokatalytical substances the determinants for the inheritable characters. Leipzig 1911.

<sup>5</sup> BATESON, W., Address of the President of the British Association for the advancement of Science. — Science N. S., 1914, S. 287.

Dieser Auffassung der Evolution durch Verlustmutation steht aber schon die fragliche Natur der Verlustmutanten entgegen. Schwerwiegend ist auch, dass die Verlustmutanten, weit entfernt davon besser organisierte Typen zu sein als die Individuen der reinen Linien, aus denen sie hervorgehen, durchgehend schwächere, zum Teil nicht einmal lebensfähige Individuen darstellen. Im Kampfe ums Dasein in der freien Natur würden sie gewiss alle bald ausgemerzt werden. Sie entsprechen also nicht in bezug auf die Vitalität den Forderungen, die man auf sie stellen muss. Eine Evolutionstheorie auf die Basis dieser Varianten aufzubauen, wird deshalb sehr fraglich.

Mehrere Tatsachen des experimentellen Teiles dieser Arbeit und die Diskussion der letzten Seiten darf wohl zeigen, dass die Evolutionstheorie mit den Resultaten der experimentellen Forschung, die durch den Mendelismus gezeitigt sind, nicht zu vereinbaren ist. Denn das Studium der morphologischen Eigenschaften kann absolut nicht für Schlüsse auf die phylogenetische Verwandtschaft als berechtigt angesehen werden, die jetzigen Arten repräsentieren die vitalsten Kombinationssphären von Genotypen und eine Neubildung von Genen hat man nicht konstatieren können. Da man ja **nicht die induktiven Resultate der Mendelforschung verneinen kann**, scheint es mir, als ob wir zu dem Punkte der Theorie der Artbildung gekommen wären, wo wir ernstlich überwiegen müssen, ob nicht die einzige konsequente Lösung des Widerspruchs ist, dass wir die **deduktive Evolutionstheorie aufgeben**.

Aber dies ist ja hundertfältig schlimmer als die schon paradoxe Theorie der Degenerationsevolution, das erste Missgeschöpf einer Artbildung auf mendelsche Basis, höre ich von mehreren Seiten; denn man kann natürlich nicht auf eine andere Weise alle die Tatsachen erklären, die durch die Theorie der Evolution von DARWIN eine so überaus schöne Totalerklärung erhalten haben. Es scheint mir aber so. Ein näheres Eingehen auf einen Versuch einer **rein biokausalen Erklärung der Organismenwelt** liegt aber nicht innerhalb des Rahmens dieser induktiven Arbeit. Ich darf mich deshalb bis auf weiteres damit begnügen als Skeptiker dazustehen. Wäre aber nur dies meine Absicht, hätte ich nicht die letzten Zeilen niedergeschrieben.

## Inhaltsübersicht.

Die faktoriell und artbildungstheoretisch wichtigsten Abschnitte der Abhandlung sind fett gedruckt.

	Seite
Einleitung .....	3
Kap. I. Die Elternsträucher .....	7
Kap. II. Primäre Bastarde ( $F_1$ ) .....	9
1. <i>Viminalis</i> -Bastarde.....	9
<i>S. viminalis</i> × <i>caprea</i> .....	9
<i>S. viminalis</i> × <i>cinerea</i> .....	9
<i>S. cinerea</i> × <i>viminalis</i> .....	9
<i>S. aurita</i> × <i>viminalis</i> .....	9
<i>S. viminalis</i> × <i>phylicifolia</i> .....	11
2. <i>Repens</i> -Bastarde .....	13
<i>S. repens</i> × <i>aurita</i> .....	13
<i>S. repens</i> × <i>cinerea</i> .....	13
<i>S. repens</i> × <i>phylicifolia</i> .....	15
<i>S. repens</i> × <i>purpurea</i> .....	15
3. <i>Purpurea</i> -Bastarde .....	16
<i>S. aurita</i> × <i>purpurea</i> .....	16
<i>S. purpurea</i> × <i>caprea</i> .....	17
<i>S. purpurea</i> × <i>hastata</i> .....	18
4. <i>Cinerea</i> -Bastarde .....	18
<i>S. aurita</i> × <i>cinerea</i> .....	18
<i>S. cinerea</i> × <i>caprea</i> .....	19
5. <i>Phylicifolia</i> -Bastarde.....	21
<i>S. cinerea</i> × <i>phylicifolia</i> ..	21
<i>S. phylicifolia</i> × <i>nigricans</i> ..	22
6. <i>Daphnoides</i> -Bastarde.....	23
<i>S. viminalis</i> × <i>daphnoides</i> .....	23
<i>S. purpurea</i> × <i>daphnoides</i> .....	25
7. <i>Fragilis</i> -Bastarde .....	25
<i>S. alba</i> × <i>fragilis</i> .....	25
<b><i>S. viminalis</i> × <i>fragilis</i></b> .....	26
<b>Zusammenfassung</b> .....	30
Kap. III. Die Nachkommenschaft der primären Bastarde ( $F_2$ ) .....	33
1. <i>S. viminalis</i> × <i>caprea</i> .....	35
A. Phaenotypische Übersicht der Variabilität .....	36
Die Wuchsform und das architektonische Aussehen der Sträucher. ....	36
Die Blätter .....	39

	<b>B. Zusammenfassende Darstellung und faktorielle Erklärung der Variabilität</b> .....	63
	2. <b><i>S. viminalis</i> × <i>daphnoides</i></b> .....	88
	3. <i>S. repens</i> × <i>aurita</i> .....	90
Kap. IV.	Rückkreuzungen zwischen Bastard und Elter .....	91
	1. <i>S. (viminalis</i> × <i>caprea</i> ) × <i>viminalis</i> .....	91
	2. <b><i>S. (cinerea</i> × <i>caprea</i>) × <i>cinerea</i></b> .....	91
	3. <i>S. (cinerea</i> × <i>purpurea</i> ) × <i>cinerea</i> .....	92
	4. <i>S. purpurea</i> × ( <i>purpurea</i> × <i>viminalis</i> ) .....	93
	5. <i>S. (repens</i> × <i>viminalis</i> ) × <i>repens</i> .....	93
	<b><i>F</i><sub>2</sub> der Rückkreuzung (<i>repens</i> × <i>viminalis</i>) × <i>repens</i></b> .....	95
	<b><i>S. amerinoides</i></b> .....	96
	6. <i>S. repens</i> × ( <i>repens</i> × <i>viminalis</i> ) .....	98
	Zusammenfassung .....	98
Kap. V.	Kreuzungen zwischen einem primären Bastard und einer dritten Art .....	100
	1. <b><i>S. (viminalis</i> × <i>caprea</i>) × <i>cinerea</i></b> .....	100
	2. <b><i>S. (viminalis</i> × <i>caprea</i>) × <i>aurita</i></b> .....	102
	3. <i>S. (cinerea</i> × <i>purpurea</i> ) × <i>caprea</i> .....	102
	4. <i>S. (cinerea</i> × <i>purpurea</i> ) × <i>aurita</i> .....	107
	5. <i>S. aurita</i> × ( <i>purpurea</i> × <i>viminalis</i> ) .....	108
	6. <i>S. aurita</i> × ( <i>repens</i> × <i>viminalis</i> ) .....	108
	7. <i>S. (repens</i> × <i>viminalis</i> ) × <i>aurita</i> .....	109
	<b><i>F</i><sub>2</sub> von (<i>repens</i> × <i>viminalis</i>) × <i>aurita</i></b> .....	109
	Zusammenfassung .....	110
Kap. VI.	Kreuzungen zweier primären Bastarde .....	111
	1. <b><i>S. (cinerea</i> × <i>purpurea</i>) × (<i>purpurea</i> × <i>viminalis</i>)</b> .....	111
	Zusammenfassung .....	117
Kap. VII.	Kreuzungen komplizierter Zusammensetzung .....	118
	1. <i>S. [(repens</i> × <i>viminalis</i> ) × <i>repens</i> ] × ( <i>repens</i> × <i>aurita</i> ) .....	118
	2. <b><i>S. [(cinerea</i> × <i>purpurea</i>) × <i>aurita</i>] × (<i>repens</i> × <i>aurita</i>)</b> .....	118
	3. <i>S. [(cinerea</i> × <i>purpurea</i> ) × <i>aurita</i> ] × ( <i>viminalis</i> × <i>caprea</i> ) .....	120
	4. <i>S. [(cinerea</i> × <i>purpurea</i> ) × <i>aurita</i> ] × ( <i>viminalis</i> × <i>caprea</i> ) × <i>daphnoides</i> .....	121
	5. <i>S. [(cinerea</i> × <i>purpurea</i> ) × <i>aurita</i> ] × ( <i>viminalis</i> × <i>caprea</i> ) × ( <i>viminalis</i> × <i>phylicifolia</i> ) .....	121
	Zusammenfassung .....	121
Kap. VIII.	<b>Die Spaltung der Geschlechtscharaktere</b> .....	123
	1. Die Verteilung der ♀- und ♂-Individuen .....	123
	2. Monoecische Sektorialchimären des Geschlechts .....	125
	3. Mosaikformen des Geschlechts .....	128
Kap. IX.	<b>Diskussion der Fragen der Artbildung und Evolution</b> .....	133







# DIE MESENTERIENANORDNUNG DER HALCURIIDEN

VON

OSKAR CARLGREN

---

MIT 1 TAFEL UND 25 TEXTFIGUREN

LUND

C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG

OTTO HARRASSOWITZ

Der K. Physiographischen Gesellschaft am 12. Dezember 1917 vorgelegt.

LUND 1918  
HÅKAN OHLSSONS BUCHDRUCKEREI

Bekanntlich sind die Mesenterienpaare der Actiniarien und der Madreporarien wie auch die Septen (Sclerosepten) der letzteren meistens nach der Sechszahl angeordnet. Ein Ansatz zu einer bilateralen Anordnung kommt jedoch bisweilen vor, indem eine Hemmung der Entwicklung der Mesenterien in gewissen Zonen stattfindet. Neue Mesenterien legen sich fast ausnahmsweise in den Exocoelen an, so dass mit zunehmender Mesenterienzahl immer zahlreichere Anlagezonen für Mesenterien entstehen. In einer 1897 erschienenen Mitteilung zeigte ich indessen, dass bei einer Gattung *Endocoelactis* nach dem Erscheinen der 12 ersten Mesenterien neue Mesenterien in den Endocoelen statt in den Exocoelen zum Vorschein kamen. Mc MURRICH (1901) konstatierte später dasselbe bei einer von ihm früher beschriebenen Actinie, *Halcurias pilatus*, eine Gattung, die sich als mit *Endocoelactis* identisch zu sein gezeigt hat. Im Jahre 1914 fand ich, dass dies Gesetz nicht nur für *Halcurias* (*Endocoelactis*) sondern auch für *Porponia* Gültigkeit hatte und postulierte dasselbe für eine neue Gattung *Synhalcurias* und für den Typus der Gattung *Actinernus*, *A. nobilis*, d. h. für die ganze von mir aufgestellte Familie *Endocoelactidæ* (*Halcuriidae*). Gleichzeitig skizzierte ich eine Theorie für die Erklärung der Anordnung der Rugosensepten, indem ich zeigte, dass es möglich war die Entstehung der vier Entwicklungszonen der Mesenterien bez. der Septen der Rugosen in ähnlicher Weise wie bei den *Endocoelactiden* zu erklären. Das Beibehalten der vier Entwicklungszonen für die *Endocoelsepten* der Rugosen d. h. die Entstehung dieser Septen in bilateraler Anordnung in den vier Quadranten suchte ich in der Korrelation, die wohl zwischen der Septenanlegung und dem asymmetrischen Zuwachs des Bechers bestehen durfte. Der letztere sollte davon bedingt werden, dass die eine Seite der Calyx an dem Boden festgewachsen oder wenigstens einmal so gewesen war.

Die Gültigkeit dieser Hypothese sollte natürlicherweise an Wahrscheinlichkeit gewinnen, wenn man bei den *Halcuriiden* konstatieren könnte, dass durch einige mechanische Ursachen eine Begrenzung der Entwicklungszonen in Verbindung mit einer bilateralen Entwicklung der Mesenterien in diesen Zonen stattgefunden hätte. Tatsächlich habe ich auch eine solche Mesenterienentwicklung bei einigen *Halcuriiden* wie auch bei der von R. HERTWIG 1882 beschriebenen *Polysiphonia tuberosa* gefunden. Zwar legen sich die Mesenterien in den Entwicklungszonen hier nicht ganz in derselber Weise wie die supponierten Mesenterien und die Septen der

Rugosen an — was wohl mit einer verschiedenen Einwirkung mechanischer Kräfte innig zusammenhängt — aber wir finden bei den erwähnten Formen gleich wie bei den Rugosen eine geringe Zahl von Entwicklungszonen der Mesenterien wie auch in diesen Zonen ein bilaterales Entstehen der Mesenterien.

Während dieses Jahres habe ich nämlich meine Studien über die Halcuriiden erweitern können, indem nicht nur ein reicheres Material als früher von schon untersuchten Gattungen zu meiner Verfügung steht sondern auch einige neue Halcuriidentypen. Ich bin also im Stande die Untersuchungen über die früher beschriebenen Gattungen zu vervollständigen, in einigen Punkten zu berichtigen und den Leser mit einigen neuen interessanten Gattungen bekannt zu machen.

Ich gebe hier unten eine Übersicht der Mesenterienanordnung der Halcuriiden und der von *Polysiphonia tuberosa* und diskutiere ihre Bedeutung für die Erklärung der Symmetrie der Rugosen. In einem Anhang sollen die nunmehr bekannten Halcuriide ngattungen und Arten näher charakterisiert werden wie auch die Gattung *Polysiphonia*.

Die Halcuriiden (Endocoelactiden) stimmen alle in Betreff der Mesenterienanlegung darin überein, dass nach der Entstehung der 12 ersten Mesenterien, die aller Wahrscheinlichkeit nach und wenigstens bei Halcurias in gewöhnlicher Weise geschieht, alle folgenden Mesenterienpaare *mit abgewandten Längsmuskeln in den Endocoelen* auftreten. Zwar habe ich (1897) bei *Endocoelactis* sp. (= Halcurias carlgreni Mc. Murrich) angenommen, dass die Mesenterien der dritten Ordnung (d. h. nach dem Erscheinen der 20 ersten Mesenterien) mit zugewandten Längsmuskeln entstehen, aber dies scheint wenigstens für diese Art nicht der Fall zu sein (vergl. unten!). Ebenso habe ich für *Porponia antarctica* eine solche Anordnung der Mesenterienmuskulatur, d. h. mit zugewandten Längsmuskeln bei den Mesenterien dritter und vierter Ordnung supponiert. Die Untersuchungen, die ich auf *Actinernus nobilis* unternommen, zeigten indessen, dass die Anordnung dieser Mesenterien bei *Porponia* in anderer Weise als ich es 1914 gemacht habe, gedeutet werden muss. Ich komme unten zu dieser Frage zurück. In Betreff des letzten Mesenterienzyklus der Halcuriiden, der meistens mit Ausnahme von Synhalcurias sehr schwache Muskulatur hat, bleibt es jedoch fraglich, ob die Paare abgewandte Längsmuskeln tragen. Da indessen bei Synhalcurias mit seinen zahlreichen Mesenterien die jüngsten Mesenterienpaare mit abgewandten Längsmuskeln versehen sind, ist es wohl wahrscheinlich, dass dies auch der Fall bei den übrigen Gattungen ist.

Ist es also meiner Meinung nach für alle Halcuriiden charakteristisch, dass die Mesenterienpaare nach dem Entstehen der 12 ersten Mesenterien mit abgewandten Längsmuskeln in den *Endocoelen* angelegt werden, so weicht jedoch die Gruppierung der späteren Mesenterien bei den verschiedenen Gattungen von einander mehr oder weniger ab. In der Tat können wir *zwei* verschiedene *Typen* unterscheiden, *den einen* vertreten von Halcurias, Synhalcurias, Isactinernus und wahrscheinlich auch von Synactinernus *mit einer mehr normalen Entstehung der Mesenterien in Cyklen und mit immer zahlreicheren Entwicklungszonen je mehrere Mesenterien*

entstehen, den anderen, zu welchem Actinernus und die mit ihm synonyme Gattung Porponia gehört, mit einer **beschränkten** Zahl der Entwicklungszonen, in denen die neuen Mesenterienpaare, jedes Paar mit verschiedener Ausbildung der einzelnen

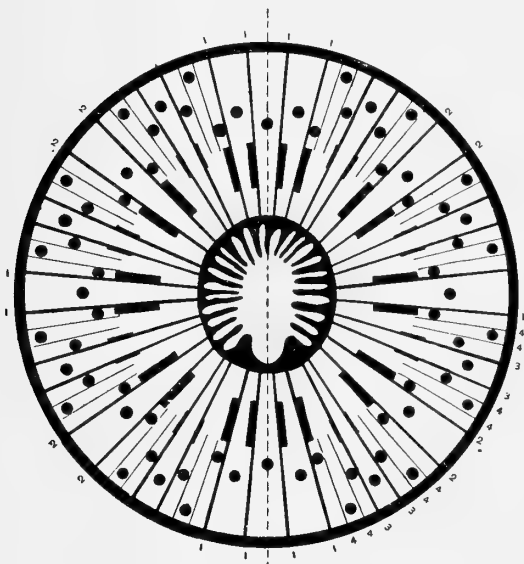


Fig. 1.

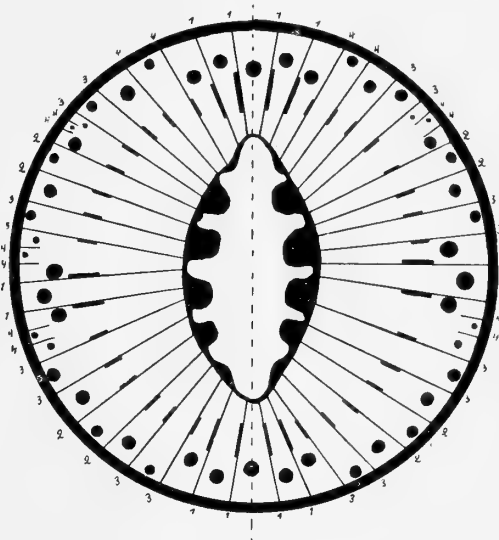


Fig. 2.

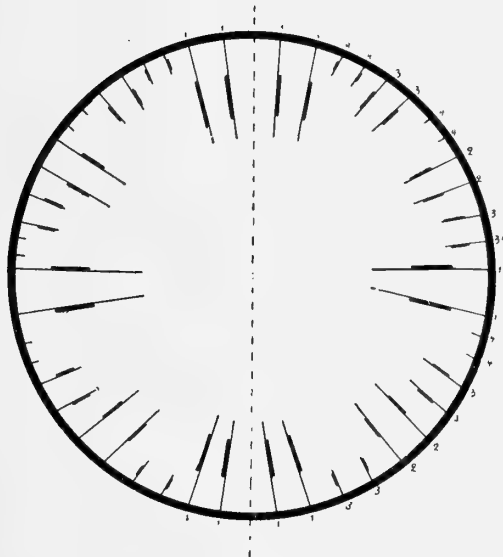


Fig. 3.

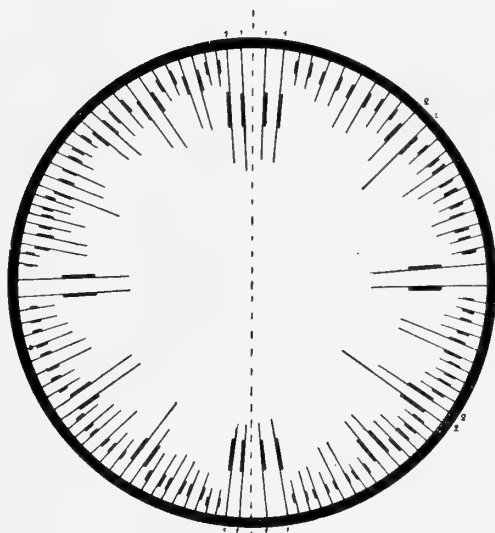


Fig. 4.

Mesenterien, in **bilateraler** Anordnung von den Seiten der Endocoelen gegen das Centrum derselben hin zum Vorschein kommen.

In der Textfig. 1 habe ich die Mesenterienanordnung bei Endocoelactis sp. (= Halcurias carlgreni Mc. MURRICH) abgebildet. Die Figur stimmt in der Hauptsache mit der von mir früher (1897, 1914) gegebenen überein, nur sind die

Mesenterienlängsmuskeln der Mesenterien dritter Ordnung auf der abgewandten Seite jedes Paares statt wie früher auf der zugewandten gezeichnet. Der Umstand, dass bei sämtlichen übrigen von mir untersuchten Halcuriiden alle Mesenterienpaare nach dem Entstehen der 12 ersten Mesenterien mit abgewandten Längsmuskeln auftreten, veranliess mich nämlich meine Präparate von Halcurias noch ein mal durchzumustern. Die Schnittserien, die von einem jungen Tier waren, gaben indessen keinen sicheren Haltepunkt für die Frage der Muskelanordnung, tatsächlich könnten sie fast so gut für das Vorhandensein zugewandter als abgewandter Längsmuskeln sprechen, was übrigens nicht sonderbar ist, da ja ganz junge Mesenterien im Allgemeinen bei den Actiniarien an beiden Seiten longitudinell verlaufende Muskeln tragen, von denen die der einen Seite sich zu Längsmuskeln, die der anderen zu Parietobasilararmuskeln entwickeln. Bei einem grösseren Exemplar, von dem ich ein Mesenterienpaar dritter Ordnung ausgeschnitten habe, sieht man

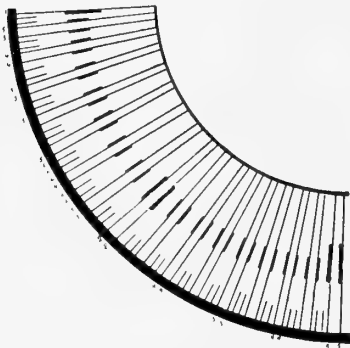


Fig. 5.

doch, dass die stärksten Muskeln und zwar die Längsmuskeln sich an der äusseren Seite des Paares finden (Textfig. 23 p.). Ich glaube mich also nicht zu irren, wenn ich postuliere, dass die Mesenterienpaare dritter Ordnung auch abgewandte Längsmuskeln tragen. Dasselbe ist auch wahrscheinlich der Fall bei dem von Mc. MURRICH beschriebenen Halcurias pilatus. Von Mc. MURRICH's Figur der Mesenterienanordnung lässt sich die Frage nicht beantworten, offenbar sind auch hier die Muskeln dritter Ordnung sehr schwach.

Wir gehen hiernach zu Synhalcurias elegans (Wassil.) Carlgr. über. Die Mesenterienanordnung dieser Art habe ich früher infolge von ungenügendem Material nicht feststellen können. Ich bin nun im Stande die Mesenterienanordnung sowohl bei einem jüngeren als bei einem älteren Tier klar zu legen. Textfigur 2 stellt einen Querschnitt durch den distalen Teil des Körpers und durch das Schlundrohr des jüngeren Exemplares vor (ausserdem sind die Tentakel als schwarze, runde Flecke eingezeichnet). Wir finden hier 40 vollständige Mesenterien, 20 an jeder Seite der Richtungsebene. Vergleichen wir diese Figur mit der Textfigur 3, die einen Schnitt unterhalb des Schlundrohrs darstellt, sehen wir, dass dies Individuum mit 6 Paaren Mesenterien erster Ordnung, 4 Paaren zweiter Ordnung und 8 Paaren dritter Ordnung ganz wie Halcurias versehen ist. (Meine Vermutung (1914 p. 61), dass Synhalcurias eher ein Porponiastadium als ein Halcuriasstadium durchläuft hat sich also nicht bestätigt.) Ausserdem sind in 5 Endocoelen fünf sehr schwache Mesenterienpaare einer vierten Ordnung vorhanden. Bei älteren Exemplaren wird die Gruppierung der Paare sehr unregelmässig, so dass es schwer fällt die jüngeren Cyklen aus einander zu halten. Hier sind zahlreiche und zwar alle Mesenterien vollständig. Aus einem Querschnitt Textfig. 4 durch die Ovarialregion eines älteren Exemplars finden wir, dass bei diesem 110 Mesenterien entwickelt sind. Die 12

Mesenterien erster Ordnung sind durch ihre bedeutende Grösse gut unterscheidbar, ebenso an der linken Seite die Mesenterien zweiter Ordnung. Die Anordnung der jüngeren Cyclen ist unregelmässig aber alle Mesenterienpaare sind deutlicherweise mit abgewandten Längsmuskeln angelegt.

Bei *Isactinernus quadrilobatus* n. gen. n. sp., einer Form, deren distaler Teil der Körperwand in vier grossen dreieckigen Loben ausgezogen ist, die die Mund-scheibe überdecken können (Fig. 4, 5 Taf. I) sind die Mesenterien auch sehr zahlreich. Eine Verschiedenheit gegen das Verhalten bei *Synhalcurias* ist dass die Anordnung der Mesenterien gut übersichtlich ist. Die Gruppierung der vollständigen Mesenterienpaare ist deutlicherweise (Textfig. 6)  $6 + 4 + 8 + 16 + 32$ , es fehlt

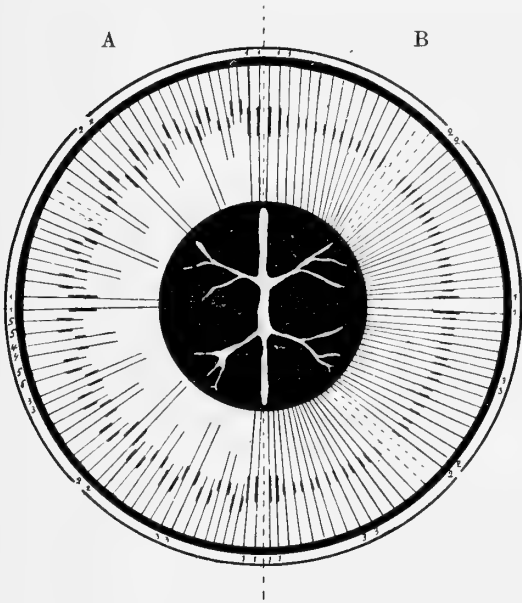


Fig. 6.

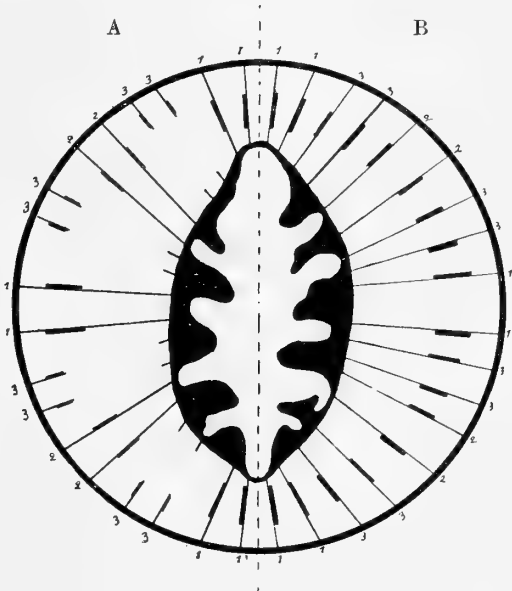


Fig. 7.

jedoch in drei Fächern je ein Mesenterienpaar fünfter Ordnung (auf der Figur sind diese Mesenterien durch gestreifte Linien angedeutet). Zu diesen Mesenterien gesellt sich in der distalsten Körperpartie ein sechster Cyklus sehr schwacher Mesenterien, die, wenn sie gleichmässig entwickelt wären, 64 Paare bilden sollten — ich habe nur einen Quadrant und zwar den regelmässig entwickelten in Betreff der jüngsten Mesenterien untersucht. Hier stand der 6te Mesenterienzyklus alternierend zwischen den übrigen Paaren (Textfig. 5). Alle vollständigen Mesenterien tragen abgewandte Längsmuskeln, wie die sehr schwache Muskulatur des 6ten Cyklus entwickelt ist, ist unmöglich festzustellen. Textfigur 6 B stellt einen Querschnitt durch die eine Hälfte des Tieres in der Mitte des Schlundrohrs vor, A ein Querschnitt durch die andere Hälfte in den untersten Partien des Schlundrohrs. Die Mesenterien der zweiten Ordnung liegen zwischen den Körperwand-Loben. Die Ausbreitung der Loben ist durch vier Linien ausserhalb des Querschnittes angedeutet. Man sieht hier, dass die Mitte, d. h. die Spitze der Loben in der Richtungsebene und der Transversalebene liegt.

Zu demselben Typus gehört, wie es scheint auch *Synactinernus flavus* (Fig. 7, 8 Taf. I) eine Form mit 8 distalen Körperwandloben und mit kurzen nicht an der Basis angeschwollenen Tentakeln. Die Zahl der vollständigen Mesenterien sind hier indessen viel kleiner als bei *Isactinernus*. In der Mitte des Schlundrohrs fanden sich 36 Mesenterien, deren Längsmuskeln in jedem Paar mit Ausnahme der Richtungsmesenterienpaare wie bei den gewöhnlichen Actiniarien zugewandt zu sein scheinen (Textfig. 7 B, die einen Querschnitt durch die Hälfte des Körpers in der Mitte des Schlundrohrs darstellt). In dem untersten Teil des Schlundrohrs (Textfig. 7 A), die einen Querschnitt durch die andere Hälfte in dieser Region anschaulich macht) finden wir indessen, dass die Mesenterienanordnung typisch für die der *Halcurias* ist. In jedem Quadrant sind nämlich ein Mesenterienpaar zweiter Ordnung und zwei Mesenterienpaare dritter Ordnung, jedes Paar mit *abgewandten* Längsmuskeln, vorhanden. Die Mesenterien erster und zweiter Ordnung gehen zu der Spitze der distalen Loben aus, während die der dritten Ordnung in den Lobenthälern sich befinden. An der aller obersten Partie des Schlundrohrs haften sich schmale, von der Mundscheibe kommende Lamellen eines vierten Cyklus an, wovon ich mich durch Präparierung und Schnittserien eines Octanten des Tieres von dem einen Richtungsfach gerechnet überzeugt habe. Die Längsmuskeln dieses Cyklus, die mit den vorigen Cyklen alternieren, waren schwach, aber verbreiteten sich an der äusseren Seite jedes Paares. Die Anordnung der vollständigen Paare war also  $6 + 4 + 8 + 16$  gleich wie die der sämtlichen vollständigen und unvollständigen Mesenterien bei *Halcurias*. Ausserdem waren in der aller distalsten Partie des Körpers und in der äusseren Mundscheibenpartie sehr schwache Mesenterien zwischen den älteren Mesenterienzyklen intercaliert. In dem ersten Fach (Endocoel) des untersuchten Octants, also zwischen den Mesenterien erster und vierter Ordnung, befanden sich erst ein kleines Mesenterium, dann ein grösseres, dann ein etwas kleineres und schliesslich ein kleines Mesenterium, in dem zweiten Fach zwischen den Mesenterien 4:ter und 3:ter Ordnung erst ein kleines, dann ein etwas grösseres, dann ein noch grösseres und schliesslich ein kleines Mesenterium, in dem dritten Fach zwischen den Mesenterien 3:ter und 4:ter Ordnung ein kleines und ein grösseres Mesenterium und in dem 4:ten Fach zwischen den Mesenterien 4:ter und 2:ter Ordnung zwei kleine, dann ein grösseres und schliesslich ein kleines Mesenterium. Die Anordnung dieser Mesenterien zu Paaren ist unmöglich festzustellen, da die Muskulatur sehr schwach ist. Entweder bilden die in der Mitte der Fächer liegenden Mesenterien, da vier solche vorkommen, ein Paar mit ungleich grossen Mesenterien, — in solchem Fall sind die ausserhalb dieser Paaren liegenden Mesenterien unpaarig und haben also noch nicht ihre Partner bekommen (zu bemerken ist, dass die Exemplare von *Synactinernus* nicht geschlechtsreif waren) oder bestehen die Gruppen von vier Mesenterien je aus zwei neben einander stehenden Paaren. In letzterem Fall könnte man eine bilaterale Entwicklung des fünften Mesenterienzyklus annehmen. Dies ist indessen nicht notwendig zu postulieren, da die Entwicklung der letzten Mesenterienzyklus etwas unregelmässig verlaufen könnte



wie bei Synhalcurias. Um die Mesenterienentstehung nach der Anlage der vier Cyklen festzustellen braucht man ein grösseres Material und ältere Individuen als die ich zu meiner Verfügung gehabt habe. So viel steht doch vorläufig fest, dass die Anlage und Anordnung der vier ersten Mesenterienordnungen bei Synactinernus dieselben sind wie bei Halcurias.

Wir gehen nunmehr zu den Vertretern des anderen Typus der Halcuriiden über. *Actinernus nobilis* ist eine Form, deren Körperwand distal in vier grösseren und vier kleineren mit einander alternierenden Loben verlängert ist, die bisweilen (oft?) mehr oder minder Tendenz zeigen sich in noch kleineren Loben zu differenzieren. Ihre Tentakel sind von mittelmässiger Länge und an der Basis auf der Aussenseite mit zahnähnlichen Verdickungen der Mesogloea versehen, die von der Körperwand kommend sich auf den Tentakeln verbreiten. Diese Verdickungen liegen dicht an einander und sind wie die Tentakel selbst am grössten in der Spitze der Loben, am schwächsten in den niedrigsten Partien der Loben d. h. in den wenig differenzierten Zwischenräumen. Die Mesenterienanordnung ist ein wenig verschieden je nachdem 8 Loben oder Andeutungen zu mehreren als 8 vorhanden sind. Von den drei Exemplaren, bei denen ich näher die Mesenterienanordnung untersucht, war eines mit 8 Loben versehen. Die Gruppierung der Mesenterien war hier fast symmetrisch in allen Quadranten entwickelt. Wie die Textfigur 8 zeigt, die ein Schema eines Querschnittes durch die distalste Partie des Körpers darstellt, finden sich hier 6 ursprüngliche Mesenterienpaare erster Ordnung (1), von denen zwei Richtungsmesenterienpaare. In den Endocoelen der Nicht-Richtungsmesenterien sind 4 Mesenterienpaare zweiter Ordnung (2) mit abgewandten Längsmuskeln entstanden. Die erwähnten Mesenterien nahmen die Spitze der Loben ein. Bisher ist die Mesenterienanlage wie bei Halcurias, von hier an dagegen verschieden. Alle jüngeren Mesenterienpaare stehen nämlich in den Endocoelen zwischen den Mesenterien erster und zweiter Ordnung in bilateraler Anordnung und sind alle von jeder Seite der Endocoelen, d. h. von den angrenzenden älteren Mesenterien, gleich gegen die Mitte der Endocoelen orientiert. Jedes Paar besteht aus einem unvollständigen und einem vollständigen Mesenterium, von denen das letztere seine Längsmuskeln an der äusseren Seite jedes Paares trägt und die also gegen die Mitte der Endocoelen und gegen die niedrigsten Partien der Loben kehrt. Jedoch ist das Erscheinen der Paare oft nicht ganz symmetrisch, indem an der

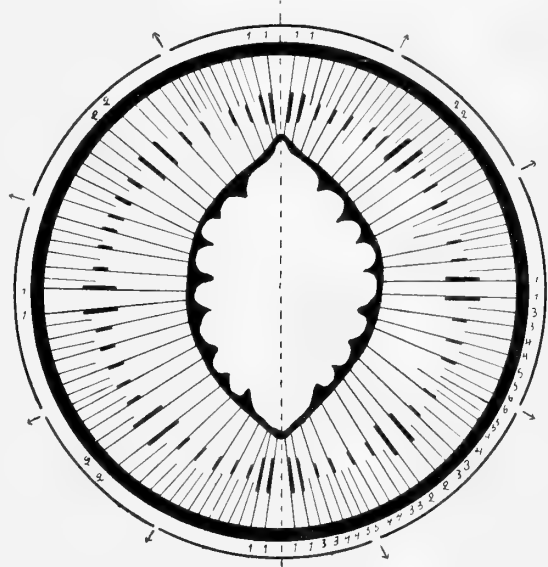


Fig. 8.

Textfigur 8 zeigt, die ein Schema eines Querschnittes durch die distalste Partie des Körpers darstellt, finden sich hier 6 ursprüngliche Mesenterienpaare erster Ordnung (1), von denen zwei Richtungsmesenterienpaare. In den Endocoelen der Nicht-Richtungsmesenterien sind 4 Mesenterienpaare zweiter Ordnung (2) mit abgewandten Längsmuskeln entstanden. Die erwähnten Mesenterien nahmen die Spitze der Loben ein. Bisher ist die Mesenterienanlage wie bei Halcurias, von hier an dagegen verschieden. Alle jüngeren Mesenterienpaare stehen nämlich in den Endocoelen zwischen den Mesenterien erster und zweiter Ordnung in bilateraler Anordnung und sind alle von jeder Seite der Endocoelen, d. h. von den angrenzenden älteren Mesenterien, gleich gegen die Mitte der Endocoelen orientiert. Jedes Paar besteht aus einem unvollständigen und einem vollständigen Mesenterium, von denen das letztere seine Längsmuskeln an der äusseren Seite jedes Paares trägt und die also gegen die Mitte der Endocoelen und gegen die niedrigsten Partien der Loben kehrt. Jedoch ist das Erscheinen der Paare oft nicht ganz symmetrisch, indem an der

einen Seite der Fächer ein Paar mehr als an der anderen sich entwickelt hat. Dass wir hier mit einer bilateralen Entwicklung von den beiden Seiten der Fächer zu tun haben, ist offenbar, da die stärkeren, an den Seiten der Fächer oft vollständigen Mesenterien näher der Mitte der Endocoelen dünner und kürzer sind und hier nicht das Schlundrohr erreichen. Nach dem Stadium mit 20 Mesenterien ( $6 + 4$  ursprüngliche Paare) finden sich also hier nur 8 Entwicklungszonen für Mesenterien (2 auf jedem Qvadrant). Von den beiden Seiten dieser 8 Endocoelen an entstehen die Mesenterien als Paare mit abgewandten Längsmuskeln, jedes Paar als ein Mikromesenterium und ein Makromesenterium, in bilateraler Anordnung. In der Textfigur 8 sind die Loben mit einem äusseren 8 mal unterbrochenen Zirkel ausserhalb

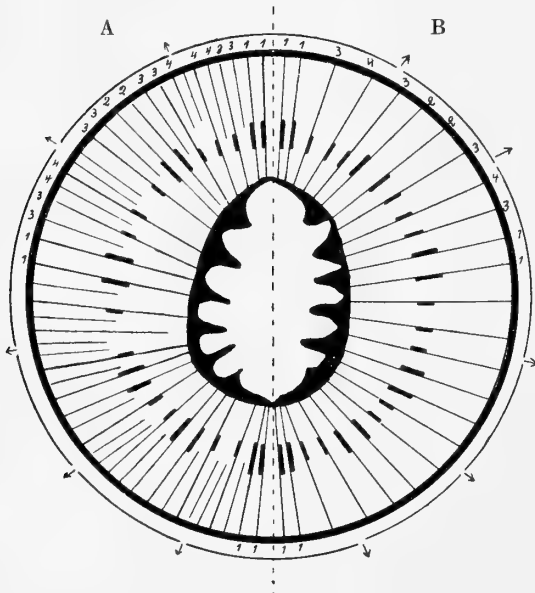


Fig. 9.

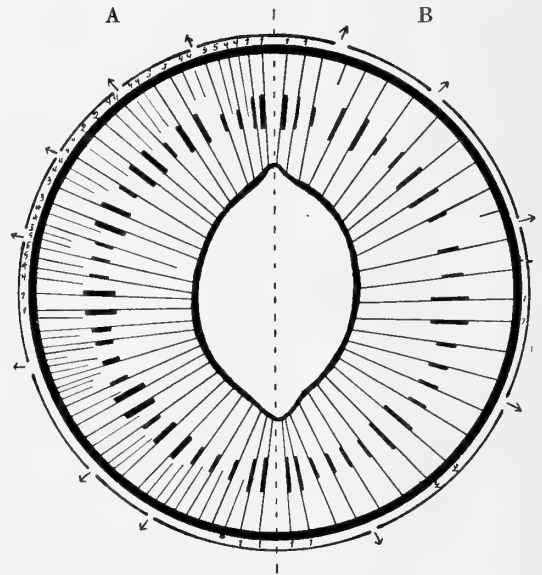


Fig. 10.

der Körperwand gezeichnet. Die Unterbrechungen entsprechen den niedrigsten Partien der Loben und die Pfeile bezeichnen die Lage der Neubildungszonen.

Die zwei anderen Individuen scheinen der Halcuriasentwicklung ein wenig länger gefolgt zu haben. Bei dem einen hat sich nämlich in zwei symmetrisch liegenden Qvadranten, eines an jeder Seite der Richtungsebene, ein mit abgewandten Längsmuskeln versehenes, vollständiges Paar eingeschaltet, das wahrscheinlich ein Paar dritter Ordnung darstellt. Die erste Entwicklungsperiode ist also in einem Stadium mit 24 Mesenterien ( $6 + 4 + 2$  Mesenterienpaaren) beendet. Dann folgt die zweite mit bilateraler Entstehung der Mesenterien in den hier vorhandenen 10 Entwicklungszonen, wie ich oben geschildert habe. Wie die Textfigur 9 zeigt ist die Anlegung der bilateral sich entwickelnden Mesenterienpaare mehr unregelmässig als bei dem ersten Exemplare, indem die Entstehung der Mesenterien in gewissen Endocoelen mehr verzögert ist als in anderen. (A stellt einen Querschnitt durch die eine Hälfte des Tieres in dem distalsten Körperteil vor, B durch die andere

Hälfte in der Mitte des Schlundrohrs. Hier sind die schwächeren bilateral entstandenen Mesenterien verschwunden und nur die stärkeren sind übrig geblieben. Für weitere Erklärungen vergl. Textfig. 8!)

Bei dem dritten Individuum (Textfig. 10) ist die Mesenterienanordnung noch unregelmässiger besonders an der einen Seite der Richtungsebene. In einem Quadrant (rechts unten) ist ausser den Mesenterien erster Ordnung ein Paar zweiter Ordnung, in zwei einander gegenüber liegenden findet sich ein Paar zweiter und ein Paar wahrscheinlich dritter Ordnung, und in dem letzten Quadrant (links oben) ein Paar zweiter und zwei dritter Ordnung, mit gleich wie bei *Halcurias* angeordneter Längsmuskulatur. Die paarweise symmetrische Anlegung der Mesenterien

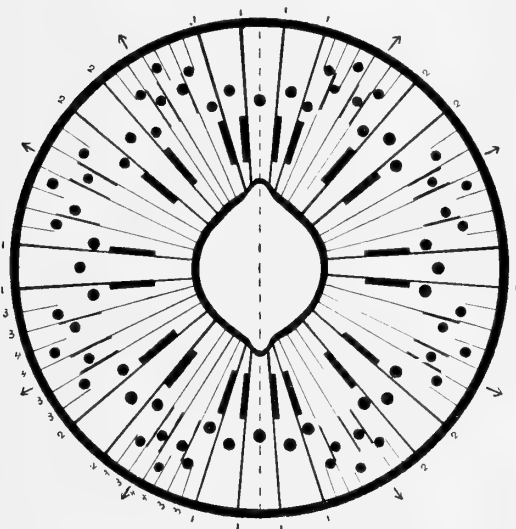


Fig. 11.

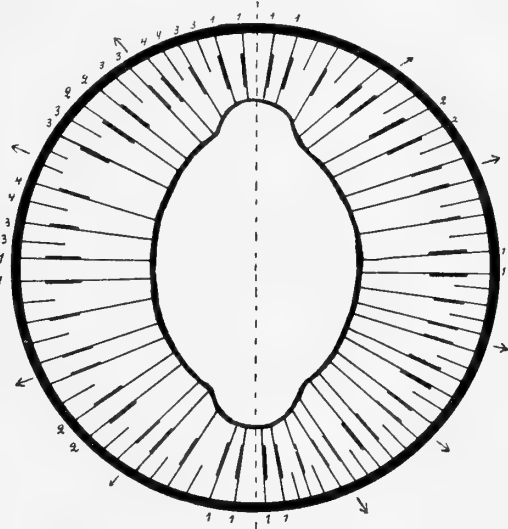


Fig. 12.

ist also hier etwas weiter als bei den vorigen Individuen fortgeschritten. In allem sind hier 12 Neubildungszonen, 7 an der einen Seite der Richtungsebene und 5 auf der anderen, in denen die Mesenterien sich bilateral entwickeln, vorhanden. Zu bemerken ist auch, dass die Entstehung der Mesenterien in den Neubildungszonen besonders an der linken Seite sehr unregelmässig ist, indem nämlich die Mesenterienentwicklung an der einen Seite der Endocoelen sehr verzögert und also mehr einseitig, unilateral, ist m. a. W. die Vermehrungszone ist stark gegen die eine Seite der Endocoelen verschoben. (Für weitere Erklärungen der Figur vergl. oben an Textfig. 8 und 9.)

Bei einer anderen Actinernusart, *A. (Porponia) antarcticus* (Carlgr.), einer Form mit unbedeutender oder keiner deutlichen Lobierung der distalen Körperwand, mit sehr starken, langen Mesogloeaspannen an der Aussenseite der Tentakel und mit verhältnismässig wenigen Tentakeln, ist die Anordnung und die Entwicklung der Mesenterien deutlicherweise dieselben wie bei *A. nobilis*. Ich habe schon früher diese Art beschrieben und reproduziere hier wieder die von mir veröffentlichte Figur

der Mesenterienanordnung derselben (Textfig. 11). Ein Vergleich dieser Figur mit der Textfig. 8 von *A. nobilis* zeigt unzweideutig, dass wir bei allen beiden denselben Typus für die Mesenterienanordnung haben, nur ist die Mesenterienentwicklung der bilateral sich anlegenden Mesenterien hier früher beendet als bei *A. nobilis*. Meine Annahme (1914), dass *A. (Porponia) antarcticus* nach dem Stadium mit 20 Mesenterien die jüngeren Mesenterien wie eine *Actinostolidae* ausbilden sollte — in der Tat ist die Anordnung dieser Mesenterien, wenn man sie isoliert betrachtet, ganz dieselbe wie bei dieser Gruppe — hat sich also nicht bestätigt, sondern die Entwicklung der Mesenterien folgt deutlicherweise demselben Gesetz wie bei *A. nobilis* (Das Numerieren dieser Mesenterien muss also in anderer Weise geschehen als ich früher getan habe). Dass es sich so verhält wie auch dass die Entwicklung der Mesenterien in Cyklen etwas weiter als bei dem in der Textfig. 11 abgebildeten Querschnitten fortschritten kann, ehe die

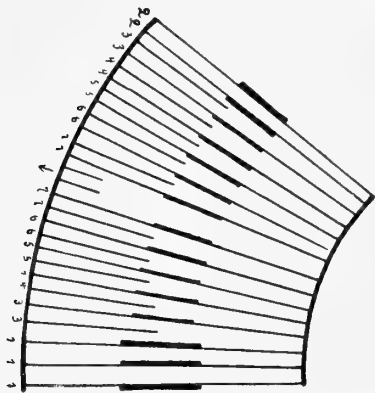


Fig. 13.

bilaterale Entwicklung einsetzt, zeigt die Textfig. 12, die von einem anderen Exemplar geholt ist. Die Mesenterien der einen Seite sind wie bei der in Textfig. 11 abgebildeten Individuum angeordnet, nur sind in einer Anlagezone noch zwei Mikromesenterien entwickelt, an der anderen Seite ist in einem Endocoel ein Mesenterienpaar dritter Ordnung entstanden, ehe die bilaterale Entwicklung der Mesenterien begonnen hat, d. h. an dieser Seite sind 5 Anlagezonen statt 4 bei dem in der Textfig. 11 abgebildeten Schnitt vorhanden. (Für weitere Erklärungen der Figuren siehe oben! Die Falten des Schlundrohrs sind nicht gezeichnet.)

Dieselbe Anordnung der Mesenterien scheint auch *A. (Porponia) robustus* (R. Hertw.) zu zeigen, eine Actinernusart, deren Tentakel ähnliche Spangen wie bei *A. antarcticus* haben, aber die mit mehr als der doppelten Zahl der Tentakel als *A. antarcticus* versehen ist und deren distale Körperwand in 8 deutlichen, grossen Loben (Taf. 1, Fig. 9) ausgezogen ist. Ich habe einen Achtzahl des einzigen Exemplares dieser Actinie, das zu meiner Verfügung gestanden hat, von dem einen Richtungsfach zu dem Fach, das zwischen den angrenzenden Mesenterien zweiter Ordnung liegt, näher untersucht. Die bilateral sich anlegenden Mesenterienpaare waren hier bedeutend zahlreicher als bei den zwei oben genannten Arten, so dass sich an jeder Seite der Anlagezone nicht minder als 5 Paare Mesenterien (Mikro- und Makromesenterien) entwickelt hatten. Ausserdem lagen in der Anlagezone zwei sehr schwache Mesenterien (Textfig. 13).

Wir haben also gefunden, dass es in Betreff der Mesenterienanordnung und Entwicklung der Halcuriiden zwei Typen giebt, der eine mit einer mehr cyklischen Anordnung, der andere, zu dem Actinernus (incl. *Porponia*) gehört, mit einer bilateralen Entwicklung der später entstehenden Mesenterien in nur wenigen Anlagezonen. Nun fragt es sich nach der Ursache dieser veränderten Entstehungsweise der

jüngeren Mesenterien. So viel ich finden kann, steht die bilaterale Entwicklung dieser Mesenterien in inniger Korrelation zu dem Aussehen und Zuwachs der Tentakel. Die breitesten und längsten Tentakel bei *Actinernus* nehmen die Spitze der Loben ein. An ihrer Aussenseite sind sie mit sehr starken Mesogloeaverdickungen, die wie breite Spangen sich von der Körperwand fortsetzen. Die an diesen Tentakel grenzenden sind auch mit ähnlichen Spangen, die dicht an der ersteren liegen, versehen. Die starke Entwicklung dieser Spangen zwingen die später erscheinenden Tentakel, die auch ähnliche aber schwächere Spangen bekommen, sich längs dem Rand der Loben gegen die niedrigsten Partien derselben auszustülpen. Hier haben sie nämlich Platz ihre Spangen zu entwickeln, was nicht der Fall wäre, wenn die Tentakel wie im Allgemeinen bei den Actiniarien mehr radiär entständen. Die Entwicklung der Tentakel von der Spitze der Loben gegen die niedrigsten Partien derselben veranlasst wahrscheinlich auch die bilaterale Entstehung der Mesenterien. Diese Annahmen wurde auch bestätigt durch einen analogen Fall bei *Polysiphonia tuberosa* R. Hertw, eine Art, die Mc MURRICH 1893 zu der Gattung *Actinernus* gestellt hat, die aber gewiss nicht mit dieser Gattung verwandt ist, sondern zu den Paractiden gehört oder wenigstens nahe dieser Familie steht. Bei dieser Art (Taf. I, Fig. 4) ist die Körperwand in zwölf distinkten aber ziemlich schwachen Loben ausgezogen. Die 12 innersten grössten und breitesten Tentakel gehen von den Endocoelen der Mesenterien erster und zweiter Ordnung aus und liegen den Einsenkungen der Loben gegenüber. Je mehr sich die übrigen Tentakel von diesen Tentakeln entfernen, je schwächer sind sie, so dass die schwächsten Tentakel an der Spitze der Loben stehen, also das umgekehrte Verhältnis wie bei *Actinernus*, wo die stärksten Tentakel in der Spitze der Loben sich befanden. Die Tentakel scheinen in zwei Reihen zu stehen aber infolge der Lage und der verschiedenen Grösse der Tentakel bekommt die Tentakelanordnung das Aussehen als ob die Tentakel in 12 dreieckigen in der Spitze der Loben mit einander zusammenhängenden Felder gruppiert wären. Ähnliche Tentakelspangen wie bei *Actinernus*

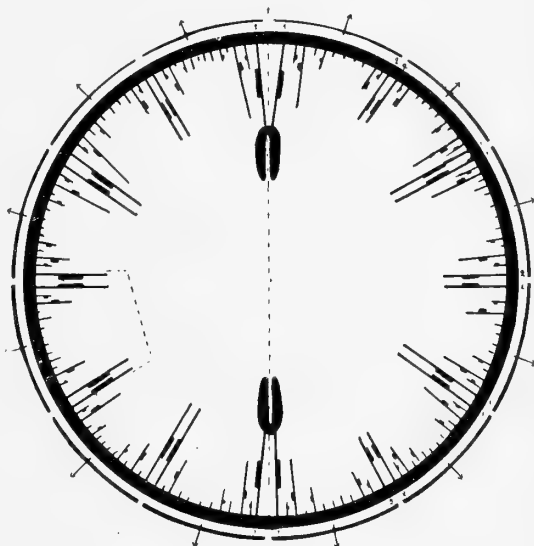


Fig. 14.

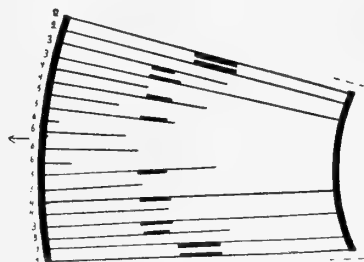


Fig. 15.

sind auch hier vorhanden und nehmen in Grösse ab gleichzeitig mit den Tentakeln. Die Mesenterienentwicklung geschieht auch hier, seitdem die zwei ersten Cyklen angelegt sind, bilateral wie bei *Actinernus*. Die Mesenterienanordnung bei *Polysiphonia tuberosa* habe ich in der Textfigur 14 versucht anschaulich zu machen. Sie stellt einen Querschnitt etwa durch die Mitte des Körpers vor. Die Schlundrohrszipfel (die hufeisenförmigen Bildungen) stehen noch in Verbindung mit den Richtungs-mesenterien. Wir finden hier 12 Mesenterienpaare erster und zweiter Ordnung in der für die Actiniariern typischen Weise angeordnet. Die Nicht-Richtungs-mesenterienpaaren haben also im Gegensatz zu dem Verhältnis bei den Halcuriiden zugewandte Längsmuskeln. Alle diese Mesenterien nehmen die Einsenkungen zwischen den Loben ein. (Die Loben sind wie früher, Textfig. 6, 8—10, durch einen unterbrochenen Zirkel bezeichnet.) Zwischen diesen 12 Mesenterienpaaren liegen Mesenterienpaare, die jedes aus einem Mikro- und einem Makromesenterium bestehen in ganz ähnlicher Weise wie bei *Actinernus*. Die stärkeren Paare liegen dicht an den Mesenterien erster und zweiter Ordnung an, die schwächsten in der Mitte der Fächer. Dass auch hier eine bilaterale Entstehung der Mesenterien in den 12 Exocoelen vor sich geht, ist offenbar und tritt noch deutlicher hervor, wenn man den distalsten Teil des Körpers untersucht. Textfig. 15 stellt ein Schema eines Schnittes von ein wenig mehr als einem Zwölftel des aller distalsten Teils des Körpers vor (die untersuchte Partie ist an den Textfig. 14 durch eine gestreifte Linie angedeutet). Man sieht hier wie die aus Mikro- und Makromesenterien bestehenden Paare in Grösse gegen die Mitte der Fächer abnehmen, wo deutlicherweise die durch Pfeilen bezeichneten Neubildungszonen liegen. Die Entstehung der Mesenterienpaare bei *Polysiphonia* ist also, nachdem 2 Cyklen der Mesenterienpaaren angelegt sind, z. T. identisch mit den Erscheinen der jüngeren Mesenterienpaare bei *Actinernus* und zwar bilateral. Jedoch ist es zu bemerken, dass die Längsmuskeln der Makromesenterien hier im Gegensatz zu dem Verhältnis bei *Actinernus* von den Neubildungszonen abgewandt sind, was damit im Zusammenhang steht, dass die Mesenterienpaare bei *Polysiphonia* normal mit zugewandten Längsmuskeln entstehen, während sie bei *Halcurias* mit abgewandten Längsmuskeln auftreten. Die bilateral sich anlegenden Mesenterienpaare erschienen übrigens bei *Polysiphonia* wie typisch in den Exocoelen, während sie bei *Actinernus* in Endocoelen angelegt werden.

Da wir also bei zwei verschiedenen Familien, die meiner Meinung nach nicht mit einander verwandt sind (vergl. unten Anhang), eine ähnliche bilaterale Entwicklung der Tentakel und der Mesenterien finden, durften wir also schliessen können, dass die spätere Mesenterienentwicklung bei den erwähnten Formen in inniger Korrelation mit der Tentakelentstehung stehen. Und nach der oben gegebenen Darstellung scheint es mir nicht aus der Luft gegriffen, wenn ich postuliere, dass die Tentakelanlegung die Ursache ist zu dem bilateralen Auftreten der Mesenterienpaare, nicht das umgekehrte. An der Spitze bez. der Basis der Loben können nämlich wie gesagt die jüngeren Tentakel nicht mehr Platz finden für eine normale Entstehung und zwar infolge der starken Ausbildung der Spangen der älteren Tentakel (bei *Acti-*

nernus) oder der starken Zunahme derselben Tentakel in der Breite in Zusammenhang mit einer Spangenbildung (bei Polysiphonia). Die später erscheinenden Tentakel müssen infolgedessen gleichmässig mit dem Zuwachs der Loben an den geeigneten Plätzen und zwar gegen die Basis der Loben (bei Actinernus) oder gegen die Spitze (bei Polysiphonia) sich ausstülpfen. Hiermit folgt auch eine bilaterale Entstehung der Mesenterien. Für das umgekehrte, dass die bilaterale Mesenterienentwicklung den Anstoss der veränderten Tentakelanlage geben sollte, finde ich keine Stütze. Für eine solche Annahme sprechen auch die Verhältnisse bei Synactinernus und Isactinernus. Trotzdem dass die distalen Körperpartie hier in Loben ausgezogen ist, bei der ersteren Gattung in 8 Loben ganz wie bei Actinernus, bei der letzteren in 4 Loben, finden wir hier nämlich eine cyklische Entwicklung der Mesenterien, was dadurch erklärt werden kann, dass die Tentakel hier klein sind und keine oder nur schwache dünne Spangen ausgebildet haben. In letzterem Fall gehören sie übrigens in der Regel nur den innern Tentakeln (bei Isactinernus) zu.

Seitdem wir die Anordnung und die Entstehung der Mesenterien bei den Halcuriiden geschildert haben, machen wir uns die Frage, ob diese von dem gewöhnlichen Actiniari- und Madreporientypus abweichende Mesenterienentwicklung etwas Licht über die Entstehung der Rugosensepten, über die zwei bei dieser Gruppe auftretenden bilateralen und mehr cyklischen Septenanordnungen wie auch über die Verwandtschaft der fossilen Rugosen mit den recenten Madreporarien werfen können. In einer schon veröffentlichten Mitteilung (1914) habe ich gezeigt, dass es möglich ist sowohl die für den Rugosen sc. Tetracorallen charakteristische Vierstrahllichkeit wie z. T. auch die bilaterale Entwicklung ihrer Septen in 4 Anlagezonen zu erklären, wenn man annimmt, dass die Entwicklung der supponierten Mesenterien und der bei den Fossilen aufbewahrten Septen wie bei gewissen Halcuriiden vorsichgegangen ist. Die ausführlichen Untersuchungen, die ich nunmehr über die Gruppierung und Entstehungsweise der Mesenterien bei den Halcuriiden gemacht habe, vor Allem die Entdeckung der bilateralen Entwicklung der jüngeren Mesenterien bei Actinernus, haben meine frühere Ausführungen wesentlich gestützt, so dass ich jetzt im Stande bin eine mehr befriedigende Skizze über die Septen und die supponierte Mesenterienentwicklung der Rugosen zu entwerfen.

Ehe ich meine eigenen Ansichten über die Rugosenentwicklung vorlege, möchte ich jedoch nicht unerwähnt lassen, dass mehrere Hypothesen über die Entstehung der Rugosensepten und ihr Verhältnis zu den supponierten Septen von einander trennenden Mesenterien früher aufgestellt worden sind. Ich erinnere an die Versuche von FRECH (1885) und v. KOCH (1896), die die Vierstrahllichkeit der Septen durch eine Annahme von einer primären Entwicklung von vier Mesenterien und von ebensovielen mit diesen alternierenden Septen zu erklären suchen. Diese in Betreff der Entwicklung der nachfolgenden Mesenterien und Septen von einander ein wenig verschiedenen Theorien leiden indessen alle beide u. A. an dem Fehler, dass sie teils eine primäre Vierstrahligkeit der Septen wie auch eine sehr frühe Entstehung der Exocoelsepten voraussetzen. Nun haben indessen u. A. sowohl

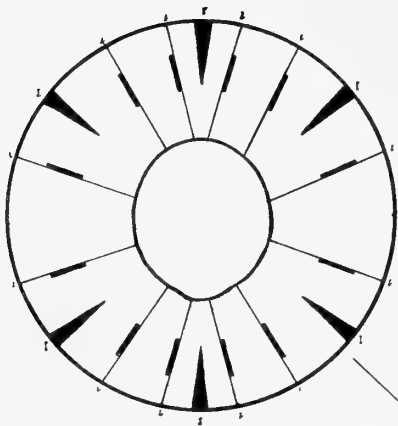


Fig. 16.

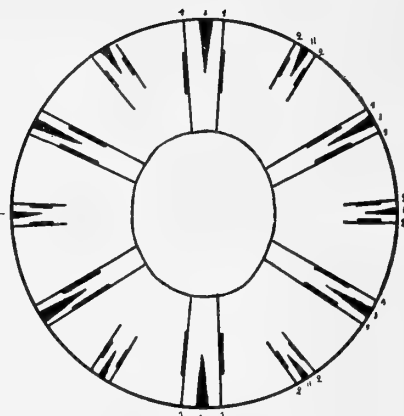


Fig. 17.

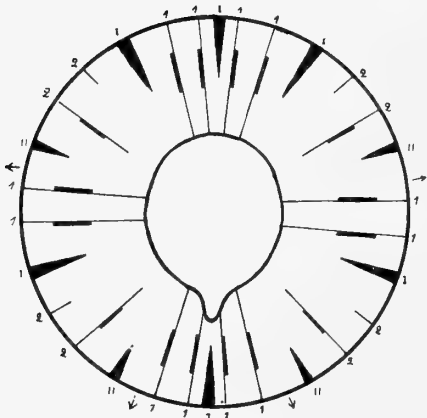


Fig. 18.

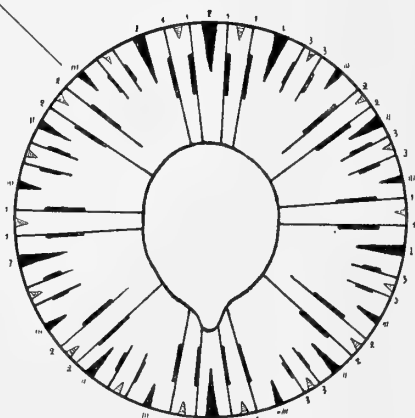


Fig. 19.

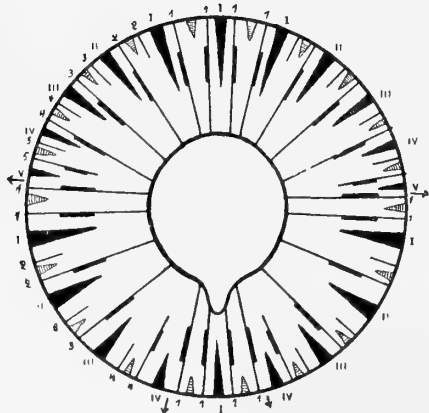


Fig. 20.

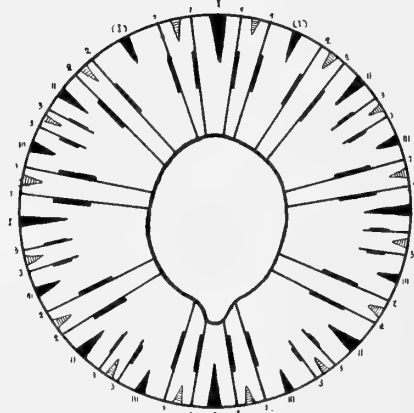


Fig. 21.



POURTALES (1871), DUERDEN (1902, 1905, 1906) und CARRUTHERS (1906) gezeigt, dass bei verschiedenen Rugosen von Anfang an 6 Septen<sup>1</sup> entstehen und DUERDEN hat, wie ich glaube, mit vollem Recht die Ansicht ausgesprochen, dass die zwischen den stärkeren Septen entstandenen schwächer spät erscheinenden Septen wahrscheinlich den Exocoelen zugehören. Eine dritte Theorie ist von DUERDEN (1902) auf gestellt. Er sieht in den Rugosen nahe Verwandte zu den recenten Zoanthiden, die nach dem Zwölfmesenterienstadium eine bilaterale Entwicklung der Mesenterien in zwei Anlagezonen zeigen. Ich habe schon früher (1914) meine Ansicht in Betreff der vermuteten Verwandtschaft der Rugosen und den Zoanthiden ausgesprochen. Die Theorie erklärt u. A. nicht die bei den Rugosen vorhandenen 4 Entwicklungszonen der Septen wie man auch bei den Zoanthiden keine Parallele zu der bei den Rugosen bisweilen auftretenden mehr radialen Symmetrie findet.

Wie ich früher gezeigt habe (1897), ist Halcurias in dem Stadium mit 6 Mesenterienpaaren wie bei den gewöhnlichen Actiniarien in Betreff der Mesenterienanordnung gebaut. Denken wir uns in den Endocoelen 6 Septen entwickelt wie bei den recenten Madreporarien hätten wir eine ursprüngliche Rugose<sup>1</sup> (Textfig. 16). Die Mesenterien und die Septenanordnung bei den Rugosen und den Madreporarien wären also von Anfang an einander gleich. Bei den recenten Korallen entwickelt sich in den Exocoelen zwischen diesen 6 Mesenterienpaaren 6 neue zweiter Ordnung, jedes Paar mit *zugewandten* Längsmuskeln, in den Endocoelen dieser Paare 6 neue Septen (Textfig. 17). Bei den Halcuriiden entstehen dagegen nach dem Sechsmesenterienpaarestadium 4 neue Paare, jedes Paar mit *abgewandten* Längsmuskeln in den lateralen Endocoelen. Wenn wir uns vorstellen, dass in den neuen Endocoelen eines jungen Halcurias Septen zum Vorschein kämen, hätten wir eine Septenanordnung wie bei einer jungen Rugose (Textfig. 18). In dem danach folgenden Stadium (oder bisweilen etwas später) scheidet sich, wie ich oben gezeigt habe, die Mesenterienentwicklung der Halcuriiden in zwei Typen, der eine Typus leitet zu einer mehr cyklischen Anordnung der Mesenterien, der andere zu einer bilateralen. Betrachten wir zuerst den ersteren, so entsteht, wie ich oben gezeigt habe, in den 8 Endocoelen 8 neue Mesenterienpaare, jedes Paar mit abgewandten Längsmuskeln, in den dadurch gebildeten 16 neuen Endocoelen 16 neue Paare mit gleich angeordneten Längsmuskeln u. s. w. Denken wir uns Septen in diesen Endocoelen entwickelt,

<sup>1</sup> Auch in den Fällen, wo in dem Initialstadium nur ein einziges Septum oder weniger als 6 beschrieben sind, durften wir nicht unbedingt eine wesentliche Abweichung des gleichzeitigen Erscheinens von 6 primären Septen postulieren, denn möglich wäre, dass auch in diesen Fällen 6 Septen gleichzeitig angelegt worden sind, obgleich schon von Anfang an gewisse dieser Septen in Grösse den übrigen vorauseilten (vergl. CARRUTHERS 1906!). Ich erinnere in diesem Zusammenhang, dass bei verschiedenen Actiniarien gewisse Tentakel vor Allem ein Richtungstentakel einen viel schnelleren Zuwachs als die übrigen gleichzeitig angelegten Tentakel zeigen (CARLGRÉN, Zool. Anzeiger 27, 1904, p. 57). Übrigens scheint es mir, dass der verschiedene Zuwachs der Becher bei den Rugosenformen wie auch die verschiedene Lage der Becher zu der Unterlage wohl in gewissen Regionen eine Verspätung, in anderen eine Beschleunigung der Septenentstehung verursacht haben können ohne dass man dafür anzunehmen braucht, dass die Grundzahl der Septen ursprünglich eine andere als 6 gewesen ist.

so bekämen ja diese eine radiale Anordnung nach der Vierzahl wie die Textfigur 19 zeigt. Wir hätten eine Rugose mit radialer 4-strahliger Symmetrie. Es ist indessen zu bemerken, dass diese Vierstrahligkeit jedoch ein wenig gestört ist dadurch, dass an der einen Seite der Richtungsebene und zwar an den beiden Seiten des s. g. Hauptseptum<sup>1</sup> zwei primäre Septen (1) — sich vorfinden, was damit zusammenhängt, dass ursprünglich 6 Septen angelegt werden (Textfig. 19). Entweder findet sich bei den strahligen Rugosen eine solche kleine Abweichung von der 4-strahligen Symmetrie und damit wurde eine noch weitere Stütze für die Richtigkeit meiner Erklärung der Rugosenentstehung gegeben oder falls solche Septen nicht hier vorkommen, müssen wir uns vorstellen, dass sie während der Rugosenentwicklung entweder unterdrückt worden sind, was nicht undenkbar wäre, da wohl Unterdrückungen von Septen bei den Rugosen vorkommen können, oder fastmehr, dass sie in einem später entstandenen Septencyklus aufgenommen worden sind. Diese Aufnahme in einem späteren Septencyklus könnte auf einem früheren oder späteren Stadium geschehen. In dem Schema (Textfig. 21) habe ich angenommen, dass diese Septen gleichzeitig mit, dass sie in der Grösse sich vermindert hätten, in dem dritten Septencyklus aufgenommen worden wären. Diese Einrangierung wurde durch die Verspätung der Anlage der Mesenterienpaare dritter Ordnung in den betreffenden Octanten bedingt — eine Voraussetzung, die nichts Unwahrscheinliches an sich hat, da solche Verspätungen (Hemmungen) der Mesenterienanlagen in gewissen Zonen sowohl bei den Actiniarien als bei den Madreporarien nicht selten auftreten können. Mit einer solchen Annahme der Einrangierung der an der Seite der Hauptsepten liegenden Septen erster Ordnung (1) in einen späteren Septencyklus bekommen wir also eine typische vierstrahlige Anordnung der Septen. Auch in ersterem Fall leitet eine supponierte Septenenentstehung bei der ersten Halcuriidentypus nach dem Erscheinen der 6 ersten Septen zu einer fast 4-strahligen Symmetrie der Septen wie wir gesehen haben.

Wir wollen nunmehr den bilaterale Entwicklungstypus bei den Rugosen näher in Augenschein nehmen. Ich habe früher (1914), als ich nur die mehr radialen Entwicklungstypus der Halcuriiden kannte, gezeigt, dass es möglich ist die bilaterale Rugosensymmetrie in der Weise zu erklären, dass man annähme, dass nach dem Stadium mit 20 Mesenterienpaaren und 10 Septen (Textfig. 4 c. 1914) eine Hemmung der Entwicklung der dorsalen Paare in den Quadranten, Octanten u. s. w. stattgefunden hätte. Nach der Entdeckung der bilateralen Entwicklungstypus der Halcuriiden wird eine solche Annahme z. T. oder ganz überflüssig. Wir brauchen uns nämlich nur vorzustellen, entweder, dass eine solche Hemmung bei den Rugosen nur einmal geschähe und zwar unmittelbar nach dem 20-Mesenterienstadium d. h. die bilaterale Entwicklung setzte gleich nach dem erwähnten Stadium ein

<sup>1</sup> Leider brauchen die verschiedenen Verfasser Hauptseptum und Gegenseptum nicht in demselben Sinn. Wie LINDSTRÖM und DUERDEN nenne ich das morphologisch ventrale Septum, wo die Fossula sich befindet, Gegenseptum, das entgegengesetzte Septum (an der Bodenseite) Hauptseptum.

oder dass die bilaterale Entwicklung der Mesenterien in den Quadranten früher begonnen hätte als bei den Halcuriiden d. h. schon nach dem 12-Mesenterienstadium, statt nach dem 20-Mesenterienstadium. Die letztere Annahme ist keineswegs unwahrscheinlich, da wir ja gefunden haben, dass die Zeit für das Auftreten der bilateralen Entwicklung bei einer und derselben Art bei den Halcuriiden ein wenig wechselt, in dem sie nämlich bisweilen erst ein wenig später, als das 20-Mesenterienstadium erreicht ist, beginnt. In erstem Falle müssen wir wohl eine gleichmässige Entwicklung der Mesenterien in jedem Paar der vier nach dem 12-Mesenterienstadium entstandenen voraussetzen, in zweitem Fall, wenn wir sie mit der bilateralen Entwicklung der Halcuriiden parallellisieren, müssen wir annehmen, dass die beiden Mesenterien in jedem dieser Paare wie auch in den folgenden eine verschiedene Grösse hätten und aus einem Micro- und einem Macromesenterien beständen. Die bilateral sich anlegenden Mesenterienpaare sollten also im letzteren Fall sowohl bei den Rugosen als bei den Halcuriiden eine ungleiche Entwicklung der beiden Mesenterien in jedem Paar zeigen. Ob wir das eine oder das andere postulieren — in meiner Mitteilung (1914) habe ich mir die beiden Mesenterien in jedem Paar gleich viel entwickelt gedacht, hier zeichne ich sie wie der bilaterale Typus der Halcuriiden verlangt — so hat dies natürlicherweise keinen Einfluss auf die Stellung der Septen. Sie müssen in beiden Fällen ganz gleich angeordnet sein.

Wir denken uns also eine bilaterale Entwicklung der Mesenterien bei den Rugosen nach dem 12- oder wie bei den Halcuriiden nach dem 20-Mesenterienstadium, in letzterem Fall jedoch mit der Beschränkung, dass in den dorsalen Endocoelen jedes Quadrant keine Mesenterien zur Entwicklung kommen. Bei der Gattung *Actinernus* geschieht die bilaterale Anlage der Mesenterien von den beiden Seiten der Endocoelen gegen die Mitte der Endocoelen, obgleich auch hier Ansätze zu einer mehr einseitigen (unilateralen) Entwicklung auftritt; um eine typische bilaterale Rugose zu bekommen, müssen wir uns vorstellen, dass die bilateral entstandenen Mesenterien in den Endocoelen unilateral d. h. von der einen Seite gegen die anderen vor sich gegangen ist. Unter einer solchen Voraussetzung und mit Einzeichnung der Septen in den Endocoelen bekommen wir eine typische Rugose mit bilateral angeordneten Septen. Am Ende der Septenentwicklung waren auch schwache Septen (die schraffierten Zungen Textfig. 20) in den Exocoelen entstanden.

Weicht die bilaterale Entwicklung der Mesenterien bez. der Septen bei den Rugosen in der Regel von der bei den Halcuriiden ein wenig ab, bei diesen in den Endocoelen von den beiden Seiten gegen das Centrum, bei jenen unilateral von der einen Seite der Endocoelen gegen die andere, so findet sich bei den Rugosen wenigstens eine Form (vielleicht unter den operkeltragenden Rugosen mehrere) und zwar *Goniophyllum pyramidale*, dessen supponierte Mesenterienanordnung nach der Septenstellung zu urteilen sich ziemlich nahe an die Mesenterienstellung gewisser Halcuriiden und zwar *Actinernus* anzuschliessen scheint. Zwar erwähnt KUNTH (1869) *Goniophyllum* unter den Gattungen, deren Septen sich nach dem später s. g. Kunth'schen Gesetze entwickeln, aber eine

nähere Unternehmung zeigt, dass die Entstehungsweise der Septen etwas mehr kompliziert ist als dieser Verfasser annahm. Freilich kann ich nicht gegenwärtig ein endgültiges Schema über die Septenentwicklung dieser interessanten Gattung geben, obgleich ich sorgfältig auspräparierte Individuen wie auch Schleifsnitte studiert habe — die Schwierigkeit der Septenentwicklung hier zu deuten liegt u. A. darin, dass die Entstehung der einzelnen Septen sehr schnell vor sich geht; so sind schon in der Bodenregion verschiedene Septen angelegt — jedoch glaube ich gefunden zu haben, dass mehr als vier Entwicklungszonen der Septen vorhanden sind. Ausser den vier Entwicklungszonen, die wir von dem Kunth'schen Gesetz kennen gelernt haben und zwar den zweien unmittelbar dorsal von den Alarsepten und den zweien jederseits neben dem Gegenseptum (ventralem primären Septum) befinden sich wahrscheinlich noch vier solche in den Winkeln zwischen den vier Seiten des Bechers. Die Photographie, die ich in der Fig 2 Taf. 1 von einem mit ungewöhnlich platten Becher versehenen Goniophyllum gegeben habe, scheint mir ziemlich deutlich zu zeigen, dass eine Septenentwicklung in den Winkeln stattgefunden hat, da hier schwächere Septen vorhanden sind. Auch die Schleifpräparate scheinen eine solche Annahme zu bestätigen. Sind diese meine Beobachtungen richtig — um dies endgültig festzustellen sind doch weitere Untersuchungen erforderlich — so sollte also bei Goniophyllum 8 Entwicklungszonen für die Septen und die Mesenterien sich finden d. h. eine Anordnung der Entwicklungszonen wie bei Actinernus, wo wir im einfachsten Fall auch 8 Entwicklungszonen haben. Mit anderen Worten die bilaterale Entwicklung der Mesenterien setzte bei beiden Gattungen auf demselben Stadium ein. Auch im Übrigen dürfte ein Parallelismus in der Mesenterienentwicklung zwischen Goniophyllum und Actinernus stattgefunden haben. Sehr interessant ist nämlich die Beobachtung von LINDSTRÖM (1882), dass die typisch viereckige Gattung Goniophyllum bisweilen 5 oder 6 Seiten mit entsprechenden Deckeln entwickelt hat. Bilden die 5 oder 6 Winkel des Bechers in Ähnlichkeit mit dem Verhältnis bei den vierseitigen Goniophyllum Entwicklungszonen, sollten hier also bei diesen mehr anormalen Formen zusammen 9 oder 10 Entwicklungszonen vorhanden sein, also eine ziemlich genaue Übereinstimmung mit Actinernus, wo 10 oder 12 Entwicklungszonen statt 8 vorkommen können. Ob die Septen in den Entwicklungszonen unilateral d. h. von der einen Seite gegen die andere hin in jedem der 8 ersten Fächer entstehen oder ob eine Septenentwicklung von beiden Seiten des Fächers gegen die Mitte jedes Fachs geschieht, bleibt in Betreff

<sup>1</sup> Die Septen auf der Hauptseptumseite wie auch die auf den Alarseiten, ventral von den Alarsepten stehenden Septen scheinen erst aufzutreten. Am letzten entstehen die Septen in den dorsalen Hälften der Alarseiten.

<sup>2</sup> Das Gegenseptum mit der Fossula liegt bei Goniophyllum immer, so weit ich gefunden habe, auf der von dem Boden abgewandten Seite des Bechers, die in der Regel konkav und kürzer ist als die Bodenseite. Ich habe jedoch einen Fall beobachtet, wo dies Verhältnis umgekehrt war. Die Bodenseite mit dem Hauptseptum, von der die Kalkwurzeln ausgehen, war hier kurz und konkav, während die Gegenseptumseite eine starke konvexe Krümmung machte.

der Winkelzonen fraglich. Es scheint jedoch als ob die Septen hier von beiden Seiten des Fächers sich entwickeln sollen wie bei *Actinernus*. Die Septenentwicklung in den Kunth'schen Entwicklungszonen ist unilateral.

In Betreff des äusseren Aussehens des *Goniophyllum* (Fig. 3, Taf. 1) erinnert dasselbe übrigens ausserordentlich viel an der oben erwähnten Halcuriide, *Isactinernus 4-lobatus* (Fig. 4, 5, Taf. I), dessen 4-Lobenspitze durch die Kontraktion der ausserordentlich starken aber entodermalen Radialmuskulatur der Mundscheibe sich einander bis zur Berührung nähern können ganz wie die Deckel bei *Goniophyllum* den Eingang zu dem Inneren des Bechers schliessen könnten. Dass nicht die Mesenterienanordnung bei *Isactinernus* der supponierten bei *Goniophyllum* entspricht, hängt wohl davon ab, dass bei der ersteren die Tentakel klein sind und keine oder nur schwache, schmale Spangen haben, wodurch der Anlass zu einer bilateralen Entwicklung nicht gegeben ist (vergl. p. 14—15), während bei dem vierseitigen *Goniophyllum* der Zuwachs des Bechers in der Breite hauptsächlich in den vier Winkeln eine bilaterale Mesenterien und Septenentwicklung verursachte.

Ich habe also hier oben gezeigt, dass die supponierte Mesenterienanordnung und die von ihr bedingte, befindliche Septengruppierung der Rugosen sich sehr wohl mit der Mesenterienstellung der Halcuriiden vergleichen lassen. Zwar bekommt man durch eine Interkalation von Septen zwischen den Mesenterien der Halcuriiden in der Regel nicht ganz dieselbe Septenanordnung wie bei den Rugosen wenigstens in Betreff des bilateralen Typus, aber die Verschiedenheit ist so unbedeutend, dass wir die Mesenterienanordnungen der beiden Gruppen als Varianten desselben Typus ansehen können.

Bei der Gattung *Actinernus* habe ich oben versucht zu zeigen, dass die bilaterale Mesenterienentwicklung wahrscheinlich zu der von der starken Spangenbildung verursachten bilateralen Tentakelentstehung in Korrelation steht. Ob ähnliche Verhältnisse auch bei den bilateral symmetrischen Rugosen vorliegen, lässt sich natürlicherweise nicht entscheiden. Der unregelmässige Zuwachs des Bechers, der wohl mit den Umstand zusammenhängt, dass die Tiere an der einen Seite der Richtungsebene an der Unterlage festgewachsen waren oder es wenigstens einmal so gewesen waren, war indessen gewiss ein ebensoguter Faktor als der geschilderte starke Zuwachs der älteren Tentakel bei *Actinernus* um eine bilaterale Mesenterien- und Septenentwicklung hervorzubringen. Ist dagegen bei gewissen Rugosen die Mesenterienentwicklung in einen mehr radialen Typus übergegangen, so ist dies wohl in einer mehr regelmässigen Entwicklung des Bechers zu suchen ganz wie bei jenen Halcuriiden, die keine oder nur schwache Spangen an den Tentakelbasen haben, die Mesenterienentwicklung einem sechsstrahligen Typus folgt.

Zum Schluss bleibt eine Frage übrig zu beantworten. In welcher Beziehung stehen die fossilen Rugosen zu den recenten Madreporarien? Betrachtet man mit vielen Forschern die Rugosen als einen Seitenzweig des Sternkorallenstammes, brauchen wir uns nicht zu kümmern in welcher Weise eine Umwandlung der bilateralen Symmetrie in einer typisch 6-strahligen stattgefunden hat, sieht man dagegen

in den Rugosen direkte Stammformen der jetzt lebenden Madreporarien — eine Ansicht, die andere Forscher billigen — so müssen wir versuchen anzugeben, wie diese Umwandlung vor sich gegangen ist. Auch über diese Frage scheint mir die Mesenterienanordnung der Halcuriiden etwas Licht zu werfen. In der Tat ist nämlich die Mesenterienanordnung dieser Familie an und für sich nicht so abweichend von der einer typischen Actinurie wie man bei erstem Anblick geneigt wäre anzunehmen, eigentümlich ist vor Allem der *Entwicklungsgang* und zwar u. A. die Anlage neuer Mesenterienpaare mit *abgewandten* Längsmuskeln in den *Endocoelen*. Das Endresultat der Mesenteriengruppierung der Halcuriiden — mag die Mesenterienentwicklung früher oder später unterbrochen werden — wäre, wenn man sich alle Mesenterien gleich kräftig dachte, was auch tatsächlich in der Schlundrohrenregion bei Synhalcurias der Fall ist, eine Anordnung wie bei den typischen Actinuriarien, freilich nicht in Betreff der Grundzahl der Mesenterienanordnung aber in Betreff der Orientierung der Mesenterienpaare und der Anordnung ihrer Muskulatur. Eine Einschaltung von Mesenterienpaaren mit *abgewandten* Längsmuskeln in den *Endocoelen* giebt nämlich wie man sich leicht überzeugen kann dieselbe Orientierung der Mesenterienmuskulatur wie eine Entwicklung von Mesenterien mit *zugewandten* Längsmuskeln in den *Exocoelen*. Infolgedessen ist auch ein Halcurias in dem grössten Teil des Körpers und zwar wo nur die vollständigen, stärkeren Mesenterien vorhanden sind, nicht in Betreff der Mesenterienanordnung von einer typisch 10-strahligen Actinurie verschieden. Dank dieses Verhaltens wird natürlicherweise von Anfang an die Umwandlung einer bilateralen Symmetrie in eine mehr radiale erleichtert. Ist nämlich der Anstoss zu einer bilateralen Entwicklung nicht mehr vorhanden, kann nämlich eine mehr radiale Symmetrie ohne wichtige Umgruppierungen oder mehr bedeutende Veränderungen der Anlageplätze der Mesenterien in dem Tier entstehen. Eine ganz typische *sechsstrahlige* Symmetrie der Septen wie bei den recenten Madreporarien konnten jedoch wie wir gesehen haben die Rugosen mit der Annahme einer Mesenterienentwicklung wie bei den Halcuriiden niemals bekommen ohne Umrangierungen der Mesenterien und Septen, die Septenentwicklung führt zu einer 4-strahligen oder fast 4-strahligen Symmetrie. Um eine sechszahlige zu erhalten müssten die Rugosen schon nach der Vollendung des 12-Mesenterien- und 6-Septenstadium einen anderen Weg eingeschlagen haben d. h. in den Exocoelen statt Endocoelen neue Mesenterien angelegt haben ganz wie die Halcuriiden unmittelbar nach dem 12-Mesenterienstadium durch Entwicklung der Mesenterien in den Exocoelen statt Endocoelen in einer typischen Actinurie sich verwandeln könnten. Gleich wie die Halcuriiden mit den typischen Actinuriarien nur das 12-Mesenterienstadium gemeinsam haben, waren bei den Rugosen und den recenten Madreporarien nur das 12-Mesenterien- und das 6-Septenstadium gemeinsam, d. h. sind die Rugosen direkte Stammformen der jetzt lebenden Sternkorallen, müssten sie nach der Vollendung des ersten Mesenterien- und Septencyklus die folgenden Mesenterien und Septen in anderer Richtung und zwar wie die recenten Korallen angelegt haben. Die Möglichkeit für eine solche Änderung der Mesenterien- und Septenentwicklung war in-

dessen da und konnte ohne durchgreifende Veränderungen und nur durch eine Verschiebung der Mesenterien zu anders angeordneten Paaren in Zusammenhang mit einer Verminderung der lateralen Endocoelen geschehen. Eine direkte Ableitung der recenten Korallen aus der fossilen Rugosen stösst also, scheint es mir, auf keine theoretischen Schwierigkeiten. Durch eine Veränderung der Lebensweise der Rugosen, die eine regelmässige Entwicklung des Bechers veranliess, könnte nämlich die bilaterale Entwicklung allmählich unterdrückt worden sein, bis sie schliesslich verschwand m. a. W. die Einwirkung der festsitzenden Lebensweise, die ja, wenn keine andere hemmenden Faktoren einwirken, zu einer radialen Symmetrie führt, auf immer frühere Stadien sich einsetzen.

Während die Madreporarien s. str. Sternkorallen sind, die nach dem 12-Mesenterienstadium wie bei den typischen Actiniarien die folgenden Mesenterien, jedes Paar mit *zugewandten* Längsmuskeln in *Cyclen* und in den *Exocoelen* anlegen, wären also meiner Meinung nach die Rugosen Sternkorallen, die nach der Entstehung der 12 ersten Mesenterien wie bei den Madreporarien die später angelegten Mesenterienpaare, jedes Paar mit *abgewandten* Längsmuskeln, in den *Endocoelen der Nicht-Richtungsmesenterienpaare* entweder in *bilateraler* oder selten in *cyklischer* Anordnung entwickelt hätten d. h. die Rugosen hätten in Betreff der Mesenterienanordnung dem Typus der Halcuriiden in der Hauptsache gefolgt nur mit dem Unterschied, dass die bilaterale Entwicklung der Mesenterien bei den Rugosen vielleicht etwas früher und schon unmittelbar nach dem 12-Mesenterienstadium (oder in selteren Fällen etwas später) statt wie bei den Halcuriiden nach dem 20-Mesenterienstadium oder etwas später begonnen hat wie auch dass bei den ersteren in der Regel die bilaterale Entwicklung in den Endocoelen unilateral verläuft, während sie bei den letzteren wenigstens in der Regel von der Mitte gegen die Mitte der Endocoelen vor sich geht.

---

## Anhang.

Da ich nunmehr durch meine ausführliche Untersuchungen der Halcuriiden (Endocoelactiden) in einigen Punkten zu anderen Ansichten als früher gekommen bin und ich ausserdem verschiedenes Neue in Betreff der Organisation der Gattungen zulegen kann, dürfte es notwendig sein die Familie, die Gattungen und die Arten besonders die neuen zu charakterisieren. Über die Stellung der Halcuriiden in dem System habe ich mich früher (1914) geäussert. Die Familie *Halcuriidae* dürfte nunmehr folgende Diagnose bekommen können.

Protactininen mit einer von der Körperwand nicht scharf abgesetzten Fussplatte. Körperwand- und Schlundrohren-ektoderm mit Spirocysten (Klebkapseln Will), selten mit Längsmuskeln? (*Halcurias pilatus* teste Mc. Murrich 1893). Ohne Sphinkter. Tentakel entweder in zwei mit einander alternierenden Cyklen oder in mehreren Cyklen, die nicht wie bei den typischen Actiniarien angeordnet sind ( $18 + 10 + 16 + 8 + 16$ ) Längsmuskulatur der Tentakel ektodermal, die Radialmuskeln der Mundscheibe ebenso oder z. T. mesogloal. Mit kräftigem Schlundrohr und 1 bis 2 Schlundrinnen. Mesenterien von der zweiten Ordnung an in den Endocoelen, jedes Paar mit abgewandten Längsmuskeln, entweder in cyklischer Anordnung oder von den 20-(28) Mesenterienstadium an in bilateraler. In letzterem Fall besteht jedes Paar aus einem Mikro- und einem Makromesenterium.

Das Ektoderm ist ziemlich hoch bis hoch, in der Körperwand jedoch niedrig in Verhältnis zu der dicken, mit zahlreichen kleinen Zellen versehenen Mesogloea. Bisweilen (bei *Halcurias* und *Synhalcurias*) ist es jedoch auch hier ein wenig verdickt und zwar in zerstreuten Flecken, die zahlreiche Nematocysten, bei *Synhalcurias* auch sehr grosse Spirocysten, enthalten. Bei *Isactinernus* ist die Körperwand mit kleinen von Mesogloea gestützten Papillen versehen. Eine schwache Nervenfaserschicht mit zerstreuten Ganglienzellen ist vorhanden in der Körperwand. Die Tentakel sind klein oder von mittelmässiger Grösse und oft an der Basis der äusseren Seite stärker oder schwächer verdickt. Am mächtigsten sind diese Verdickungen bei der Gattung *Actinernus*, wo sie sehr breit sind und als starke Spangen, die bisweilen sich zu der Spitze der Tentakel verbreiten, in die Mesogloea der Körperwand sich fortsetzen. Bei *Isactinernus* sind dagegen diese Spangen schmal und kurz und in der Regel nur auf die inneren Tentakel beschränkt. Wo Mesogloea-verdickungen vorhanden sind, ist die Längsmuskulatur schwach, während sie an der Basis der inneren Tentakelseite besser entwickelt ist. Die mit radialen, bisweilen sehr tiefen (bei *Isactinernus*) Furchen versehene Mundscheibe hat immer eine gut



entwickelte Radialmuskulatur ausgebildet, die bei Synhalcurias, Synactinernus und Isactinernus Tendenz zeigt mesogloeal zu werden. Besonders stark entwickelt ist diese Schicht bei Isactinernus. Das Schlundrohr ist mit wenigen oder zahlreicheren Längsfurchen versehen, die Mesogloea desselben ist mächtig besonders bei Isactinernus. Die Schlundrinnen sind 2 oder ist nur eine (bei Halcurias) vorhanden. Schwach entwickelt scheint die eine Schlundrinne besonders bei Synhalcurias in den unteren Partien zu sein. Mit den Schlundrinnen sind (mit Ausnahme von Halcurias) mehrere Mesenterien vereinigt. Die Mesenterien sind bald dünn, bald dick, ebenso ist die Längsmuskulatur derselben schwächer oder stärker entwickelt. Am schwächsten ist diese bei Synhalcurias und Isactinernus, am stärksten bei Halcurias, wo sie kräftige Polster bilden. Die Parietobasilarmuskeln sind deutlich, am besten entwickelt bei Halcurias. Basilarmuskeln fehlen oder können die Längsmuskeln an der Fuss Scheibe in fast gerader Winkel umbiegen und Pseudobasilarmuskel bilden. Stomata sind nur bei Halcurias pilatus (teste Mc Murrich) gefunden. Mächtige Flimmerstreifen sind vorhanden, deren Mesogloea Zellen enthalten. Die Tiere sind meistens geschlechtlich getrennt, nur bei Synhalcurias ist Hermaphroditismus vorhanden. Wenigstens alle stärkere Mesenterien tragen Geschlechtsorgane.

Die Familie besteht, so weit bisher bekannt ist, aus 5 Gattungen.

*Genus Halcurias Mc Murrich (= Endocoelactis Carlgr.)*

Halcuriiden mit cylindrischer Körperwand ohne distale Lobierung. Körperwand mehr oder minder deutlich längs- und quergefurcht ohne Papillen aber mit schwachen Ektodermerhöhungen, die Gruppen von Nematocysten enthalten. Längsmuskeln in der Körperwand bisweilen vorhanden? (bei *H. pilatus* teste Mc Murrich). Tentakel von mittelmässiger Länge, schwach längsgefurcht, konisch, ohne Mesogloeaverdickungen an der Basis der äusseren Seite, verhältnismässig wenig bis 68 ( $18(10 + 8) + 10 + 16 + 8 + 16$ ) Längsmuskulatur der Tentakel nicht stark, radiale Muskeln der Mundscheibe ektodermal gut entwickelt. Schlundrohr mit einer Schlundrinne und 12 bis 20 Längsfurchen. Anordnung der Mesenterienpaare  $10(6 + 4$ , die letzteren in den Endocoelen der ersten Ordnung)  $+ 8 + 16$ , die 10 ersten mit starken Längsmuskelpolstern und gut entwickelten Parietobasilarmuskeln, vollständig in der ganzen Länge des Schlundrohrs. Die 8 folgenden Paare schwach, nur in der aller obersten Partie des Schlundrohrs vollständig. Die beiden Mesenterien in jedem Paare gleich entwickelt. Geschlechtlich getrennt.

Zu dieser Gattung gehören zwei Arten, von denen die eine unvollständig beschrieben ist.

*Halcurias pilatus Mc Murrich.*

*Halcurias pilatus* n. sp. Mc Murrich 1893 p. 142. — Derselbe 1898, p. 227; 1901 p. 155.

*Grösse:* bis 4 cm. hoch und 2 cm. breit. — *Farbe:* schmutzig braun mit undeutlichen dunkleren Längsbändern — cremeweiss.

*Fundorte:*  $48^{\circ} 09' S$   $74^{\circ} 36' W$  449 Faden. Bahama Sand Key 116 Faden, American Shoal 110 Faden.

Nach Mc MURRICH ist diese Art mit ektodermalen Längsmuskeln in der Körperwand und mit Oralstomata und Randstomata versehen, die alle bei *H. carlgreni* fehlen. Die Tentakel waren von 40 bis über 60. Die Längsfurchen des Schlundrohrs wechselten zwischen 12 und 20 nach dem Alter. In Betreff der Tentakel- und Mesenterienanordnung wie auch in Betreff der Muskulatur und des Vorhandensein nur einer Schlundrinne stimmt sie mit untenstehender Art überein.

*Halcurias carlgreni* Mc Murrich.

*Endocoelactis* sp. Carlgren 1897 p. 169. *Halcurias carlgreni* Mc Murrich 1901 p. 159.

*Grösse*: bis etwa 6 cm. hoch und 3—3,5 cm. breit. Innere Tentakel bis 3,2 cm. lang.

*Fundorte*: Korea — Koreastrasse 65 Faden — Hirudostrasse 33° 5' N 129° 16' O, 33° 15' N 129° 15' O, 45 Faden. — Kin shin, Goto Inseln 75 Faden (Bock), China See 30 Faden.

Die derbe Körperwand ist mit etwa 20 Längsfurchen versehen, die mehr oder minder regelmässig verlaufen und bisweilen undeutlich sind infolge Ausspannung der Körperwand. Übrigens ist die Körperwand wenigstens bei mehr kontrahierten Individuen mit schwächeren unregelmässig gehenden Querfurchen versehen. Das Ektoderm ist hier und da in zerstreuten Flecken etwas verdickt. Diese Verdickungen, die zahlreiche dicht stehende Nematocysten enthalten und also eine Art Nesselbatterien darstellen, sind nur an gut konservierten und ausgespannten Individuen deutlich, an kontrahierten dagegen nicht gut sichtbar. Der Bau dieser Flecken stimmt mit denen bei *Synhalcurias* überein, nur habe ich bei *Halcurias* keine solche grosse Spirocysten in den Flecken gefunden wie bei dieser Gattung. In den zwischen den Flecken liegenden Partien des Ektoderms finden sich keine Nematocysten, oder wenn sie möglicherweise auftreten können, sind sie sehr spärlich. Die inneren Tentakel sind meistens doppelt so lang als die äusseren in jedem Fall mehr als ein Drittel länger. Die Mundscheibe ist mit deutlichen den Mesenterieninsertionen entsprechenden Radialfurchen versehen. Die runde Mundöffnung liegt auf einer Erhöhung der Mundscheibe. Das Schlundrohr ist etwa von der halben Länge des Körpers mit bis einigen und 20 Längsfurchen versehen. Die einzige Schlundrinne läuft in keinem Zipfel aus. In Betreff der äusseren Organisationsverhältnisse im Übrigen siehe oben unter der Gattungsdiagnose.

Spirocysten kommen in dem Ektoderm der Körperwand, der Tentakeln, der Mundscheibe und des Schlundrohrs vor, in der Körperwand sind sie ziemlich allgemein, zahlreicher bei jüngeren Individuen, ihre Grösse schwankt zwischen etwa  $22 \times 3 \mu$ . bis  $31 \times 5 \mu$ ., in den Tentakeln wo sie sehr zahlreich sind variiert die Grösse zwischen etwa  $22 \times 2,5$  —  $43 \times 7 \mu$ ., in dem Schlundrohr sind sie ziemlich allgemein und gewöhnlich  $31$ — $36 \times 5 \mu$ . Nematocysten von gewöhnlichem Aussehen kommen überall in dem Ektoderm vor. In der Fusscheibe erreichen sie eine Grösse

von etwa  $17-24 \times 1,5 \mu$ , in der Körperwand  $(23)25-32 \times 2-2,5 \mu$ , in den Tentakeln  $(26)29-34(36) \times 2-2,5 \mu$ , in dem Schlundrohr  $(23)26-30(36) \times 2,5 \mu$ . Sie sind zahlreich sowohl in den Tentakeln als in dem Schlundrohr und der Körperwand. Ausserdem finden sich in dem Körperwand- und Schlundrohrenektoderm spärlich Nematocysten mit durchscheinenden kurzen Halsteil des Spiralfadens (Grösse  $26-29 \times 5 \mu$ ). Die ektodermale Längsmuskulatur der Tentakel ist ziemlich schmal, die Radialmuskulatur der Mundscheibe gut entwickelt. Die sehr dicke Mesogloea der Körperwand erinnert bisweilen viel an die bei *Synhalcurias* (Carlgren 1914). Übrigens ist die Mesogloea in allen Körperpartien mächtig. In Betreff der Mesenterienanordnung weise ich auf meine Beschreibungen hier oben und meine Arbeit 1897 hin. Zu bemerken ist, wie ich oben erwähnt habe, dass auch die Mesenterien jedes Paares des dritten Cyklus abgewandte Längsmuskeln tragen, wie die nebenstehende Figur 22 zeigt. Die Längsmuskelpolster sind an den 20 ältesten Mesenterien sehr kräftig, die Längsmuskeln der dritten Ordnung schwach. Die Parietobasilarmuskeln sind gut entwickelt und strecken sich fast so weit nach oben als nach der unteren Grenze der Mesenterien dritter Ordnung, in ihrer Mittelpartie sind sie gut abgesetzt.



Fig. 22

Die Mesenterialfilamente sind wie bei *Synhalcurias* gebaut (Carlgren 1914). In dem Mittelstreifen sind zahlreiche Spirocysten vorhanden. Stomata habe ich nicht gesehen. Geschlechtlich getrennt. Geschlechtsorgane auf den Mesenterien erster und zweiter Ordnung.

In dem bei Gote Islands gefischten Exemplar war eine parasitische Crustacé wahrscheinlich eine *Antheachares*-art vorhanden. Sie lag wie andere *Antheachares*-arten in einer Blindtasche der Mesenterien.

### *Genus Synhalcurias* Carlgr.

Halcuriiden mit cylindrischer Körperwand, die nicht in den distalen Teilen lobiert ist. Körperwand mit kleinen sehr niedrigen Ektodermerhöhungen, die sehr grosse Spirocysten und zahlreiche Nematocysten enthalten. Tentakel konisch von mittelmässiger Länge, längsgefurcht, nicht an der äusseren Seite verdickt, mit nicht starker Längsmuskulatur. Anordnung der Tentakel nach demselben Typus wie bei *Halcurias*. Radialmuskulatur der Mundscheibe stark mit Tendenz mesogloeal zu werden. Schlundrinnen 2 (1?). Schlundrohr mit wenigen Längsfurchen. Mesenterien zahlreich, alle vollständig bei älteren Individuen. Cyklische Anordnung der Mesenterien wie bei *Halcurias* obgleich nicht so regelmässig. Die beiden Mesenterien jedes Paares im Allgemeinen etwa gleich gross. Längsmuskulatur der Mesenterien schwach ohne Polster ebenso die Parietobasilarmuskeln. Hermafroditen (immer?)

Nur eine bekannte Art.

### *Synhalcurias elegans* (Wassil.) Carlgr.

*Ilyanthopsis elegans* n. sp. Wassilieff 1908 p. 8.

*Synhalcurias elegans* Carlgren 1914 p. 68.

*Grösse:* bis etwa 10 cm lang und 6,5 cm breit mit einer Länge der inneren Tentakel von etwa 3,5 cm.

*Farbe* nach einer Angabe von BOCK: Tentakel schwach orangegefärbt. Rings um die Mundöffnung und an dem Fuss schwach gelbgrün, nach DOFLEIN ist die Farbe hellgrau.

*Fundorte:* Japan Sagamibucht 110 m. (DOFLEIN). Bonin Inseln Ogasowara 115 Faden (BOCK), Goto Inseln 75 Faden (BOCK).

Die Tentakel waren bei fünf untersuchten Individuen 46, 74, 96, 100, 110. WASSILIEFF hat 105—108 gefunden. Die Anordnung derselben habe ich bei den jungen Individuen mit 46 und 74 Tentakel studiert. Ein Schema über die Tentakelgruppierung des ersten ist in der Textfigur 2 zu sehen. Es zeigt sich, dass die Tentakeln wie bei *Halcurias* angeordnet sind. Jedoch ist zu bemerken, dass die Tentakel der ersten und zweiten Ordnung, die an den Mesenterien zweiter Ordnung entwickelt sind, etwas ausserhalb derselben Tentakelgruppen an den Mesenterien erster Ordnung stehen, was mit zunehmenden Alter der Individuen ausgeglichen wird. Die schwächeren Tentakel befinden sich noch in Anlegung und haben ihre definitive Stellung nicht bekommen. Bei dem zweiten Individuen mit 74 Tentakeln nahmen die Tentakel in 6 Octanten dieselbe Stellung ein wie bei *Halcurias*, bei den zwei übrigen Octanten, die an jeder Seite des einen Richtungsfachs standen, war die Anordnung der Tentakel nicht so regelmässig infolge einer Zunahme der Tentakelzahl. Die Schlundrinnen waren zwei, was ich in meiner früheren Mitteilung 1914 bezweifelt habe. Jedoch scheint die eine Schlundrinne in ihrer unteren Partie bisweilen sehr undeutlich zu sein, was ich bei dem jüngsten Individuen konstatiert habe. Die Längsfurchen des Schlundrohrs sind weniger als bei *Halcurias*.

Spirocysten kommen fast überall in dem Ektoderm vor, nur in den Fussplatten habe ich keine solche gesehen. In der Körperwand sind sie ziemlich zahlreich teils kleiner  $31 \times 3$  bis  $41 \times 5$   $\mu$ ., teils sehr gross  $61-65 \times 10-12$   $\mu$ . Ungefähr dieselbe Grösse zeigen sie in den Tentakeln, wo sie sehr zahlreich sind, und in dem Schlundrohr erreichen sie eine Grösse von etwa  $34 \times 4-5$   $\mu$ . bis  $48 \times 7$   $\mu$ . Typische etwas durchsichtige ebenbreite Nematocysten sind überall in dem Ektoderm vorhanden. In der Fussplatte sind sie allgemein und  $36-43 \times 2,5$   $\mu$ . gross, in der Körperwand  $(26)34-46 \times 2,5$   $\mu$ ., in den Tentakeln, wo sie etwas spärlicher sind,  $34-41(46) \times 2,5$   $\mu$ . und in dem Schlundrohr, wo sie zahlreich sind,  $34-38 \times 2,5$   $\mu$ . In dem Ektoderm der Körperwand habe ich ausserdem spärliche, grosse  $(48-58 \times 5$   $\mu$ .) Nematocysten mit durchschimmernden kurzen Halsteil des Spiralfadens gesehen. Die grossen Spirocysten und die Nematocysten sind in kleinen Ektoderm erhöhungen, die in Form von zerstreuten Flecken auf der Körperwand hervortreten, angesammelt. Diese Flecke sind gut sichtbar bei ausgespannten Individuen und färben sich kräftiger als das übrige Körperwandektoderm mit Hämatoxylin, bei zusammengezogenen dagegen nicht deutlich. Die kleineren Spirocysten sind überall in dem Körperwandektoderm vorhanden. In Betreff der Mesenterienanordnung siehe oben und betreffs der übrigen Organisation WASSILIEFF 1908 und CARLGREN 1914!

*Genus Isactinernus nov. gen.*

Halcuriiden mit cylindrischem Körper, dessen distaler Teil in 4 grossen dreieckigen Loben ausgezogen ist, die die Mundscheibe fast vollständig decken können. Körperwand mit sehr kleinen aber zahlreichen, von der Mesogloea gestützten Papillen, die kleine Nematocystbatterien bilden. Tentakel sehr kurz, konisch, längsgefurcht, die inneren an der Basis der äusseren Seite mit deutlichen aber schmalen Mesogloeaspangen, die von der Körperwand kommen, versehen. Tentakel wenigstens in zwei alternierenden Cyklen, die grössten Tentakel in der Spitze der Loben. Mundscheibe zwischen den Mesenterieninsertionen mit sehr starken Firsten und einer besonders stark entwickelten fast ausschliessend ektodermalen Radialmuskulatur. Schlundrohr mit sehr verdickter Mesogloea. 2 Schlundrinnen. Mesenterien sehr zahlreich, dünn, fast regelmässig nach dem Halcurias-typus in Cyklen angeordnet. Die beiden Mesenterien in jedem Paare von derselben Grösse. Zahlreiche vollständige Mesenterien. Schwache Längsmuskelpolster an den älteren Mesenterien in den unteren Partien derselben. Schwache Parietobasilarmuskeln. Geschlechtlich getrennt.

Nur eine Art ist bekannt.

*Isactinernus 4-lobatus n. sp.* (Taf. I, Fig. 4, 5.)

**Grösse:** Länge die Loben mitgerechnet bis etwa 7,5 cm. Breite bis 4,5 cm. Innere Tentakel etwa 0,5 cm lang.

**Fundort:** Gote Inseln Kagoshima, 32° 17' N 128° 0. 110 Faden (BOCK, MORTENSEN.)

Die Fussplatte ist weit und nicht von der dicken Körperwand scharf abgesetzt. Die vier Loben sind etwa von gleicher Grösse. Die Tentakel waren bei zwei untersuchten Individuen 210 und 246, die äusseren sind kürzer als die inneren und an der Basis der äusseren Seite in der Regel nicht oder sehr unbedeutend verdickt, während die inneren an derselben Stelle mit kurzen und schmalen von der Körperwand ausgehenden und oft von den Tentakeln ein wenig abgegrenzten Mesogloeaspangen versehen sind, die niemals so gross sind wie bei der Gattung Actinernus. Da die Firsten der Mundscheibe sehr hoch sind, scheint die Basis der Tentakel wie eingesenkt in den Firsten. Ein Querschnitt der Tentakel an der Basis (Textfig. 23, Aussenseite oben) zeigt also Verdickungen der Mesogloea sowohl an der Innen- als der Aussenseite. Die Tentakel sind also hier in radialer Richtung ausgezogen, sie sind von aussen gesehen schmal aber von der Seite breit. Die Mundscheibe ist weit in den Lobenpartien, zwischen den Loben sehr unbedeutend. Die radialen Furchen entsprechen den Mesenterieninsertionen. Der weite Mund liegt auf einer Erhöhung. Das ausserordentlich dicke Schlundrohr ist ausser den 2 Schlundrinnen mit vier tiefen Längsfurchen versehen, die in ihren innern Teilen sich in einigen kleineren Furchen aufteilen. Die Schlundrohrszipfel sind nur angedeutet.

Das Ektoderm der Körperwand enthält überall Spirocysten in beträchtlicher Zahl, nur in der Fussplatte sind sie sehr selten.

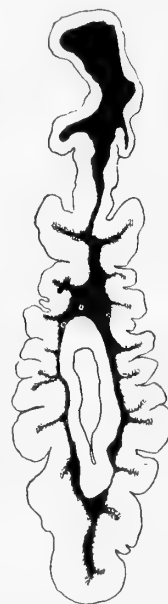


Fig. 23.

In der Körperwand sind die Spirocysten meistens  $29-38 \times 5-4 \mu$ , nur selten sind sie grösser ( $48 \times 6 \mu$ ), in den Tentakeln ist die Grösse derselben sehr wechselnd, die grössten erreichen eine Grösse von  $50 \times 7 \mu$ , in dem Schlundrohr sind sie  $36-46 \times 4-5 \mu$ . In der Fussplatte sind die ebenbreiten Nematocysten  $31-39 \times 2,5 \mu$  ziemlich allgemein vorhanden, in der Körperwand sind sie allgemein und etwas grösser  $36-48 \times 2,5-3 \mu$ , in den Tentakeln wo sie auch reichlich vorkommen  $31-38 \times 2,5(3,5) \mu$ . In der Körperwand habe ich ausserdem spärliche, sehr grosse durchsichtige Nematocysten mit durchschimmerndem Halsteil des Spiralfadens beobachtet. Sie sind am breitesten in der Mitte und  $65-70 \times 6 \mu$ . In der

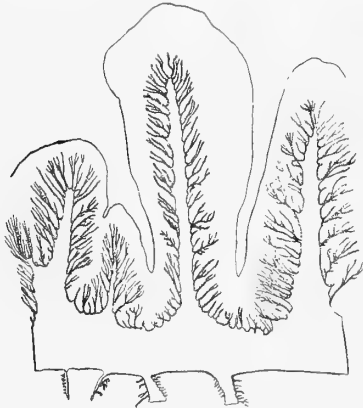


Fig. 24.

Körperwand sind die Nesselkapseln hauptsächlich in den Papillen angesammelt. Die Mesogloea ähnelt in der Hauptsache der der anderen Halcuriiden. Die Längsmuskulatur der Tentakel ist ektodermal und an der inneren Seite stärker entwickelt als an der äusseren, besonders an der Basis. Die grösseren Mesogloeaefirsten, die von der Längsfurchung der Tentakel bedingt sind, sind mit kleineren Auswüchsen versehen (Textfig. 23). Im Ganzen betrachtet ist die Längsmuskulatur nicht stark besonders im Vergleich mit den Radialmuskeln der Mundscheibe, die ausserordentlich stark ausgebildet sind (Textfig. 24. Querschnitt). Diese Muskeln sind auch ekto-

dermal mit einer schwachen Tendenz mesogloeaal zu werden, indem einzelne Falten sich mit einander verbinden können. Die starke Ausbildung dieser Schicht ersetzt den Körperwandspinkter, der hier wie bei anderen Halcuriiden nicht vorhanden ist. Durch die Zusammenziehung der Radialmuskeln können nämlich die Körperwandloben sich über die Mundscheibe schlagen, so dass die Mundöffnung vielleicht im Leben von den Loben vollständig gedeckt werden kann. Das Ektoderm des Schlundrohrs ist mit einer deutlichen Nervenfaserschicht versehen, die Mesogloea ausserordentlich mächtig. Stomata scheinen nicht vorzukommen. Die mächtigen Flimmerstreifen sind wie bei anderen Halcuriiden entwickelt. In Betreff der übrigen Organisation siehe die Gattungsdiagnose! Das untersuchte exemplar war ein Männchen.

*Genus Synactinernus nov. gen.*

Halcuriiden mit cylindrischem Körper, der sich im distalen Teil erweitert und in 8 dreieckigen, 4 grösseren und 4 kleineren mit einander alternierenden Loben ausgezogen ist. Körperwand gerunzelt, ohne Papillen. Tentakel kurz, konisch, nicht längsgefurcht, ohne Mesogloeaaspannen an der Basis, wenigstens in zwei Cyklen. Die in der Spitze der Loben stehenden Tentakel etwas grösser als die übrigen. Ektodermale Längsmuskulatur der Tentakel an der Basis etwas stärker an den inneren als an der äusseren Seite. Radiale Muskulatur der Mundscheibe stark, hauptsächlich ektodermal. Mundscheibe weit

auch zwischen den Loben. Schlundrinnen 2. Mesenterien zahlreich, wenigstens die Hälfte vollständig. Die vollständigen Mesenterien nach dem Halcuriidentypus in Cyklen entwickelt. Ausserdem schwache Mesenterien in den Endocoelen der Nicht-richtungsmesenterien, die Mesenterien in diesen Paaren von verschiedener Grösse. Längsmuskulatur der Mesenterien ziemlich gut entwickelt, bildet keine ausgeprägte Polster. Parietobasalmuskeln ziemlich wohl entwickelt. Geschlechtsorgane?

Nur eine Art.

*Synactinernus flavus* n. sp., (Taf. I, Fig. 7, 8).

*Grösse*: bis 2,5 cm hoch und 1 cm breit. Farbe in Alkohol gelb, besonders sind die Tentakel stark gefärbt.

*Fundort*: Japan. Kin Shin, Goto Inseln. 75 Faden (Bock).

Die Fussplatte ist wie bei *Isactinernus*. Die Körperwand ist dick in unregelmässigen Runzeln gelegt, cylindrisch, in dem distalen Teil bedeutend erweitert. Die grösseren Loben liegen in der Sagittal- und der Transversalebene. Die Tentakelzahl war bei einem Individuum 191 und bei dem anderen etwa 180, die grösseren Loben hatten mehrere Tentakel als die kleinere. An der Basis der äusseren Tentakelseite war die Mesogloea ein wenig verdickt, jedoch ohne Spangen zu bilden. Mundscheibe mit Radialfurchen. Mundöffnung weit auf einer Erhöhung. Schlundrohr dick mit 2 Schlundrinnen ohne deutliche Zipfel und mit etwa 10 Längsfurchen. An jeder der Schlundrinnen heften sich etwa 6 Mesenterien.

Das Ektoderm des Körpers enthält zahlreiche Spirocysten, nur in der Fussplatte scheinen sie zu fehlen. In der Körperwand sind sie von wechselnder Grösse von etwa  $26 \times 3 \mu$ . bis  $34-38 \times 5 \mu$ ., die kleineren sind selten, die grösseren allgemein, in dem Tentakel und dem Schlundrohr erreichen sie eine Grösse von etwa  $36 \times 5 \mu$ . Sie sind hier zahlreich vorhanden. Die ebenbreiten Nematocysten der Fussplatte sind  $23-25 \times 2 \mu$ . in der Körperwand, den Tentakeln und dem Schlundrohr etwas grösser  $26-31 \times 2-2,5 \mu$ . und zahlreich. Die ektodermalen Längsmuskeln der Tentakel sind nicht stark, die Radialmuskeln der Mundscheibe dagegen kräftig obgleich nicht so mächtig wie bei *Isactinernus*. Sie sind überwiegend ektodermal, jedoch verbinden sich die Falten der Muskellamelle hier und da mit einander, so dass mesogloeale Muskeln auftreten. Die Mesogloea des Schlundrohrs ist dick. Die Mesenterienanordnung ist oben geschildert, ebenso die Muskulatur. Stomata sind wahrscheinlich nicht vorhanden. Die Flimmerstreifen sind wie bei übrigen Halcuriiden. Die Tiere waren nicht geschlechtsreif.

*Genus Actinernus* Verr.

Syn. *Porponia* R. HERTWIG 1882.

Halcuriiden mit dickem, cylindrischem Körper, der sich in dem distalen Teil mehr oder minder stark erweitert und da oft in deutlichen Loben, gewöhnlich 8 an der Zahl ausgezogen ist. Bisweilen sind diese Loben nur angedeutet oder können bei jungen Exemplaren fehlen. Tentakel mit Ausnahme der jüngsten — und bei *A. elongatus* auch der inneren (?) — an der äusseren Seite mit stark verdickter Mesogloea, die wie Spangen

sich von der Körperwand fortsetzen, konisch oder cylindrisch, können nicht von der Körperwand gedeckt werden. Die grössten Tentakeln in der Spitze der Loben, die schwächsten in den Thälern. Tentakelanordnung selten nach dem Halcuriastypus, meistens in zwei Cyklen zusammengedrängt. Mundscheibe weit, besonders in der Mitte der Loben, wenn solche vorhanden sind, schwächer ausgebildet zwischen den Loben, mit deutlichen, obgleich nicht tiefen, radialen, den Mesenterieninsertionen entsprechenden Furchen. Schlundrohr mit ziemlich zahlreichen, tiefen Längsfurchen und 2 wohlentwickelten Schlundrinnen, die mit mehreren Mesenterien verbunden sind. Mesenterien zahlreich, von Anfang an wie bei den ältesten Mesenterien bei Halcurias angeordnet. Nach dem Stadium mit 20 Mesenterien oder etwas später geschieht die Neubildung der Mesenterien bilateral in 8 oder etwas mehreren Entwicklungszonen, die in den Thälern zwischen den Loben liegen. Die Neubildung der Mesenterien geht meistens von den Rändern der Endocoelen gegen das Centrum vor sich. Die bilateralen sich anlegenden Paare bestehen jedes aus einem Mikro- und einem Makromesenterium. Geschlechtlich getrennt.

Ich habe schon früher 1914 p. 70 ausgesprochen, dass *Porponia* und *Actinernus* möglicherweise Synonymen seien. Meine ausführliche Untersuchungen der beiden Gattungen haben diese Vermutung bestätigt. In der Tat giebt es keinen einzigen Charakter, der nicht für beide Gattungen gemeinsam ist.

*Actinernus nobilis* Verr.

*Actinernus nobilis* n. sp. VERRILL 1879, p. 474.

*Grösse* nach VERRILL bis 10 cm hoch und 7,5 cm breit. *Farbe* nach VERRILL: Körperwand milchweiss mit Spuren von Orange, wo das Ektoderm beibehalten ist. Tentakel und Mundscheibe dunkel purpur mit blasseren Radialfurchen, Schlundrohr dunkelbraun.

*Vorkommen*: Atlanten: Nördlicher Teil von United States in tiefem Wasser selten, allgemein an den Küsten von Nova Scotia. 200—300 Faden. Davis strait 63° 30' N 54° 25' W 582 Faden. Ingolf-Exped.

Der Körper ist becherförmig in dem distalen Teil in 4 grösseren und 4 kleineren mit einander alternierenden Loben, die Tendenz zeigen sich noch mehr aufzuteilen, ausgezogen. Körperwand dick, mit unregelmässigen schwachen Furchen. Die Spangen an der Basis der Aussenseite der Tentakel breit, von aussen nach innen etwas zugeplattet (Textfigur 25. Querschnitt eines Tentakels an der Basis. Nur die Mesogloea ist gezeichnet.), kurz, konisch, scharf zugespitzt in dem distalen Ende. Jeder spangentragende Tentakel trägt seine besondere Spange. Jüngste Tentakel bisweilen ohne Spangen, die übrigens auf den Tentakeln beider Cyklen auftreten. Übriger Teil der Tentakel dünn, von normalem Aussehen und zugespitzt in dem distalen Ende, nicht oder schwach längsgefurcht. Tentakelanordnung un- deutlich wenigstens in 2 Cyklen. Zahl der Tentakel bis etwa 120. Mundscheibe mit deutlichen aber nicht tiefen Längsfurchen. Schlundrohr dick mit 2 deutlichen Schlundrinnen ohne Zipfel und mit 10—14 Längsrinnen.

Die Spirocysten des Ektoderms der Körperwand sind zahlreich und gewöhnlich 31—48×5  $\mu$ ., bisweilen grösser, die der Tentakel von sehr wechselnder Grösse, die grössten 67×7  $\mu$ ., die des Schlundrohrs etwa wie die der Tentakel. Die Nema-



tocysten der Fussplatte sind  $25-31(36) \times 2,5 \mu$ , die der Körperwand  $24-38 \times 2-3 \mu$ , die der Tentakel teils  $38-61 \times 2,5-4 \mu$ , teils  $22-29 \times 2 \mu$ , die des Schlundrohrs  $34-41 \times 2,5 \mu$ . Die Längsmuskulatur der Tentakel ist nicht stark und ektodermal, die Muskellamelle ist jedoch infolge der schwachen längsgehenden Mesogloefirsten etwas gefaltet. Die Radialmuskulatur der Mundscheibe ist auch ektodermal, aber bedeutend stärker als die Längsmuskeln der Tentakel, besonders in den Firsten. In Betreff der Mesenterienanordnung siehe oben! Die Mesenterienmesogloca ist verhältnismässig dick, die Längsmuskeln der Mesenterien dagegen nicht stark und bilden keine Polster. Die Parietobasilmuskeln sind deutlich aber schwach. Stomata fehlen. Die Filamente sind wie bei anderen Halcuriiden gebaut. Geschlechtlich getrennt.



Fig. 25.

*Actinernus elongatus* (R. Hertw.) Carlgr.

*Porponia elongata* n. sp. R. HERTWIG 1882 p. 111; CARLGREN 1914 p. 54.

*Grösse*: (nach Hertwig): Höhe 5,5 cm., Breite der Basis 2,5—3,5, Breite der Mundscheibe 3—4 cm. Tentakellänge 1,5—2,5 cm.

*Fundort*:  $42^{\circ} 42' S$   $134^{\circ} 10' O$ . 2600 Faden (Challenger-Exp.)

Die Körperform ist cylindrisch, etwas weiter in dem distalen Ende aber nicht lobiert. Die dicke Körperwand ist glatt mit unregelmässigen schwachen Furchen. Die äusseren Tentakel sind wie bei *A. nobilis* gebaut. Die kurzen Spangen scheinen jedoch um nach HERTWIG's Zeichnung zu schliessen nicht so stark zugespitzt wie bei dieser Art. Die inneren Tentakel sind, so weit ich HERTWIG recht verstehe, ohne Spangen. Die Tentakelzahl war 54. Das Schlundrohr war mit zwei Schlundrinnen, die schwache Zipfel zeigen, und 14 bzw. 22 Längsfirsten versehen.

Die Nematocysten waren (nach einigen Beobachtungen von mir 1897 auf den Typenexemplaren) etwa  $36 \mu$ , in den Tentakeln und dem Schlundrohr etwa  $48 \mu$ , die Spirocysten in den Tentakeln meistens etwa  $56-72 \mu$ . Spirocysten kamen auch in dem Schlundrohr vor. Das Ektoderm der Körperwand war ganz abgefallen. Die Längsmuskulatur der Tentakel und die Radialmuskeln der Mundscheibe waren nach HERTWIG schwach und ektodermal, ebenso waren die Mesenterienmuskeln unbedeutend entwickelt. Die Mesenterienanordnung konnte H. nicht genau feststellen. Nach ihm waren 28 Mesenterien vollständig und mit Geschlechtsorganen, ausserdem fanden sich sterile Mikromesenterien. Stomata waren nicht vorhanden.

*Actinernus michaelarsii* n. sp.

*Grösse*: Höhe 5,5 cm., Breite der Basis 4,5 cm., des distalen Endes etwa 5,5 cm. Tentakellänge etwa 3 cm.

*Fundort*:  $45^{\circ} 26' N$   $9^{\circ} 20' W$  4700 m. (Michael Sars Exp. 1910).

Die Körperform ist cylindrisch, in der distalen Partie weiter als in der proximalen, in 8 nicht hohen Loben ausgezogen. Die Körperwand ist sehr dick und knorpelähnlich mit schwachen unregelmässigen Furchen. Die Tentakel ähneln denen bei *A. nobilis*, jedoch sind die Spangen niedriger und nicht so gut wie bei dieser Art für jeden Tentakel abgegrenzt, wodurch die Spangen oft besonders in der Spitze der Loben ein Aussehen dreispitziger Zähne bekommen. Die übrige Tentakelpartie war sehr dünn und schmal wie bei *A. nobilis*. Die Tentakelzahl war bei dem einzigen Individuum 71. Die Mundscheibe ist weit und dünn, das Schlundrohr mit zwei Schlundrinnen ohne deutliche Zipfeln und mit 14 Längsfurchen.

Das Ektoderm der Körperwand war ganz abmaceriert. Die Spirocysten in den Tentakeln und in dem Schlundrohr waren sehr zahlreich und von wechselnder Grösse, die grössten  $58-65 \times 7 \mu$ . Die ebenbreiten Nematocysten erreichten in der Fusscheibe eine Grösse von etwa  $22-26 \times 2-2,5 \mu$ , in den Tentakeln  $34-46$  gewöhnlich  $41-46 \times 2,5-3 \mu$ , in dem Schlundrohr  $41-46(49) \times 3 \mu$ . Ausserdem fanden sich in dem Schlundrohr Nematocysten mit durchschimmernden Halsteil des Spiralfadens  $41 \times 5 \mu$ . Die Längsmuskulatur der Tentakeln und die Radialmuskeln der Mundscheibe scheinen nach den Fragmenten derselben sehr schwach zu sein. Die Mesenterien waren sehr dünn, die Muskulatur derselben schwach. Die Mesenterienanordnung nach einem untersuchten Achtzel zu schliessen wie bei anderen Actinernusarten.

Die drei oben erwähnten Actinernusarten, *A. nobilis*, *elongatus* und *michael-sarsi* stehen in Betreff des Aussehens der Tentakel einander nahe, dagegen sind die zwei übrigen bekannten *A. robustus* und *antarcticus* durch die mächtige Entwicklung der Spangen von den ersten Arten etwas entfernt.

*Actinernus robustus* (R. HERTW.) CARLGR. (Taf. I Fig. 9).

*Porponia robusta* n. sp. R. HERTWIG 1882 p. 113; CARLGRÉN 1914 p. 54.

*Grösse*: Höhe bis zu der Spitze der Loben 7,5 cm. Breite der Basis 4 cm., Durchmesser der Mundscheibe bis zu der Spitze der Loben 9 cm, die längsten Tentakel in der Mitte der Loben bis 6 cm., die kleinsten 1 cm. oder noch kleiner (Ex. Bock's). Farbe in Alkohol weiss, Schlundrohr braun.

*Fundort*: Japan  $34^{\circ} 37' N$   $140^{\circ} 32' 0$  1875 Faden (Challenger Exp.) Sagami, Misaki, Ohinose (Bock).

Ich halte das hier unten beschriebene von Bock erhaltene Individuum für identisch mit HERTWIG's *Porponia robusta*, da alle beiden von etwa demselben Lokal erbeutet sind und die Tentakel beider Formen ähnliche Spangen haben. Die Differenze zwischen ihnen hängen wahrscheinlich nur mit einem verschiedenen Alter zusammen. Die hier gegebene Beschreibung bezieht sich auf Bock's Exemplar. Der Körper ist cylindrisch, erweitert sich in dem distalen Teil ansehnlich und läuft da in 8 grossen Loben aus. Die äusseren Tentakel sind an ihrer äusseren Seite

mit sehr starken Mesogloeaspangen versehen, die sich zu der Spitze oder fast so weit verbreiten, wodurch die Tentakel in der Spitze abgestumpft scheinen. Die inneren Tentakel sind meistens kleiner als die äusseren und gewöhnlich mit schwächeren Spangen ausgerüstet. Die grössten Tentakel stehen in der Spitze der Loben, die kleinsten in den Zwischenräumen. Ein Teil der jüngsten Tentakel ohne Spangen oder mit sehr schwachen. Der innere Teil der Tentakel ist glatt oder sehr schwach längsgefurcht und dünn. Tentakel in zwei Cyklen, etwa 190 (HERTWIG erwähnt, dass sie nur in einem Cyklus stehen, betrachtet man HERTWIG's Figur (Taf. 1, Fig. 10) kann ich nicht Anderes finden, dass auch bei HERTWIG's Exemplar zwei Cyklen vorhanden waren.). Die Mundscheibe ist in 8 Loben ausgezogen, sehr breit in den Loben aber nur ein Drittel so breit zwischen diesen, sie ist mit deutlichen den Mesenterieninsertionen entsprechenden Radialfurchen versehen. Schlundrohr wohl entwickelt mit 2 Schlundrinnen und etwa 18 grösseren Firsten und verschiedenen kleineren versehen.

Die Spirocysten hatten in der Körperwand eine Grösse von etwa  $29 \times 3,5$  bis  $62 \times 7$   $\mu$ ., in den Tentakeln  $29 \times 3$  bis  $65 \times 10$   $\mu$ . und in dem Schlundrohr  $34 \times 4$  bis  $74 \times 12$   $\mu$ . Sowohl in der Körperwand als in den Tentakeln und dem Schlundrohr kamen zwei Nematocystenarten vor, die eine war kleiner und zahlreich und hatte in den erwähnten Regionen eine Grösse von  $24-31 \times 2-2,5$   $\mu$ . bzw.  $36-41 \times 2-2,5$   $\mu$ ., bzw.  $26-36 \times 2-2,5$   $\mu$ ., die andere war sehr selten und  $50-58 \times 3,5$ , bzw.  $58 \times 3,5-67 \times 5$  bzw. etwa  $58 \times 3,5$   $\mu$ . Die Längsmuskeln der Tentakel sind sehr schwach, die Radialmuskeln der Mundscheibe ebenso an den Mesenterieninsertionen, stärker zwischen diesen. Beide sind ektodermal. Die Mesenterienanordnung ist oben beschrieben. Die Mesenterien waren sehr dünn, die Muskulatur derselben schwach.

*Actinernus antarcticus* (Carlgr.) Carlgr.

*Porponia antarctica* n. sp. CARLGREN 1914 p. 50.

Grösse bis 6—8 cm. Länge und Breite der Basis 3—4 cm.. Mundscheibe 8—9 cm. Länge der inneren Tentakel bis 3—7 cm. Farbe cremeweiss besonders auf den Tentakel blass lavendelfarbt.

Fundort: Coaks Land  $71^{\circ} 22' S$   $16^{\circ} 34' W$  1410 Faden (Scottish national antarctic Exp.).

Zu meiner früheren Beschreibung der Art (1914) füge ich einige komplettierende Beobachtungen zu. Die distale Partie der Körperwand zeigt bei gewissen Individuen eine deutliche Tendenz sich in 8 Loben aufzuteilen. Die Loben sind jedoch immer schwach. Die Tentakelanordnung, die ich früher geschildert habe, ist bei solchen Individuen nicht deutlich angeordnet, so dass man hier kaum von mehr als 2 Cyklen sprechen kann. Die Spangen der äusseren und inneren Tentakel sind breit und gehen zu der Spitze oder fast so weit wie bei voriger Art. Selten sind die Spangen klumpförmig angeschwollen in der Spitze. Die schwächsten Tentakel, die zwischen den Loben stehen, sind bisweilen ohne Spangen. Die Ten-

takelzahl war bei 12 untersuchten Individuen zwischen einigen und 60 und einigen und 80. An den breiten Schlundrinnen heften sich in den unteren Partien 10–12 Mesenterien.

Keine Stomata habe ich gefunden. Die Mesenterienanordnung habe ich oben näher geschildert. Sie ist nach dem Actinernustypus entwickelt.

Zu der Gattung Actinernus sind weiter folgende Formen gestellt:

1) Actiner(n)us sp. HADDON 1890 p. 372 mit Tentakeln in zwei oder drei Cyklen, mit Anschwellungen der Tentakel an der Basis und mit einer einzigen, weiten Schlundrinne. Infolge der unvollständigen Beschreibung HADDON's, die nicht von einigen Figuren begleitet ist, ist es zweifelhaft, ob es sich wirklich um eine Actinernusart handelt. Das Vorhandensein nur einer Schlundrinne spricht dagegen.

2) Actinernus saginatus VERRILL 1882 p. 225. Die Art ist nicht anatomisch untersucht und die Beschreibung so kurz gefasst, dass wir nicht die Zusammengehörigkeit dieser Art mit Actinernus postulieren können. Wahrscheinlich haben wir es jedoch mit einer solchen zu thun.

3) Actinernus plebeius Mc MURRICH 1893 p. 166. Diese Art kann nach Mc MURRICH's veröffentlichter Beschreibung zu beurteilen weder zu der Gattung Actinernus noch zu der unten erwähnten Polysiphonia gerechnet werden. Zwar stimmt sie in Betreff der ektodermalen Muskulatur der Tentakel und der Mundscheibe mit Actinernus überein, aber der mesogloeale Sphinkter und das Vorhandensein von nur 6 vollständigen Mesenterienpaaren und die Anordnung der Mesenterien in 4 Cyklen mit Spuren eines 5:ten und 6:ten Zyklus entfernt sie von Actinernus. Mit Polysiphonia hat sie den mesogloealen Sphinkten gemeinsam, aber die Muskulatur der Tentakel und der Mundscheibe wie auch die Mesenterienanordnung bei A. plebeius verhalten sich ganz anders als bei dieser Gattung. Bestätigen sich die Mc MURRICH'schen Angaben, dürfte es notwendig sein für diese Form eine neue Gattung aufzustellen.

4) Polysiphonia tuberosa R. HERTWIG (Taf. I, Fig. 1). Mc MURRICH hat 1893 p. 165, 209 ausgesprochen, dass diese Art zu Actinernus gehört. Wie ich 1914 postuliert habe, kann sie nicht zu Actinernus gestellt werden, was noch mehr durch meine hier oben veröffentlichten Untersuchungen hervorgeht. Ich füge zum Vergleich mit der Diagnose über Actinernus eine von Polysiphonia bei:

#### *Genus Polysiphonia R. Hertwig.*

(Paractiden) Polysiphoniiden mit wohl entwickelter Fusscheibe und wohl entwickelten Basalarmuskeln, mit einem becherförmigen Körper, der im distalen Teil bedeutend weiter ist als in dem proximalen und in 12 Loben ausgezogen ist. Körperwand dick, glatt mit unregelmässigen schwachen Furchen. Sphinkter mesogloeal, schwach. Tentakel kurz, an der Basis der Aussenseite mit dicken Mesogloeaspangen, in zwei Reihen und zwar in 12 dreieckigen mit einander zusammenhängenden Gruppen angeordnet. Die 12 ersten aus den Endocoelen ausgestülpten Tentakel am grössten und den Einsenkungen der Loben gegenüber gestellt; die übrigen gegen die Spitze der Loben in Grösse abnehmend. Innere Tentakelreihe den Endocoelen, äussere den Exocoelen zugehörend. Mund-

scheibe weit, mit radialen Furchen. Längsmuskulatur der Tentakel und Radialmuskulatur der Mundscheibe stark mesogloeal. Schlundrohr längsgefurcht, mit zwei Schlundrinnen und mit wohl entwickelten Schlundrinnenzipfeln. 12 vollständige Mesenterienpaare wie bei den typischen Actiniarien, unter denen 2 Richtungsmesenterienpaare. Übrige Mesenterien in bilateraler Anordnung in den Exocoelen zwischen den Mesenterien erster und zweiter Ordnung, die jüngsten in der Mitte zwischen diesen Paaren. Jedes bilaterale Paar besteht aus einem Mikro- und einem Makromesenterium mit zugewandten Längsmuskeln. Die ältesten Makromesenterien auch vollständig. Mesenterien erster und zweiter Ordnung wahrscheinlich steril, die ältesten bilateralen fertil. Geschlechtlich getrennt.

Infolge der eigentümlichen Mesenterienanordnung dürfte es vielleicht angebracht sein, diese Gattung von den Paractiden zu trennen und für sie eine eigene Familie Polysiphoniidae zu bilden oder könnte man die Paractiden in drei Unterfamilien, Paractinae, Actinostolinae und Polysiphoniinae, einteilen. Hält man die Actinostoliden als Familie aufrecht ist es noch mehr nötig für Polysiphonia eine eigene Familie aufzustellen.

In Betreff der Beschreibung HERTWIG's von Polysiphonia tuberosa so will ich folgendes bemerken. Erstens sind die Muskeln die HERTWIG an der Figur 7 Taf. 9 1882 als Längsmuskeln und Parietobasilarmuskeln bezeichnet keine solchen sondern die Basilarmuskeln (CARLGREN K. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd 25 N:o 10 p. 133). Zweitens kann ich keine solchen Muskeln, die von den Basilarmuskeln zu dem Ektoderm der Fusscheibe tragen (vergl. HERTWIG's Figuren 1, 4, 7, Taf. 9) finden, dagegen gehen an meinen Schnitten *Bindegewebsfibrillen* in dieser Richtung obgleich nicht so regelmässig wie HERTWIG gefunden. Ich muss also das Vorhandensein solcher Muskeln ganz in Abrede stellen. Drittens sind die Tentakel nicht mit solchen grossen Stomidien wie HERTWIG gezeichnet versehen. Diese sind nämlich Kunstprodukte infolge der schlechten Konservierung der Tiere, was man auf den fast unbeschädigten Tentakel, von denen einige vorhanden waren, sehen kann. Diese sind nämlich zugespitzt und haben wahrscheinlich eine kleine Öffnung in der Spitze. In Betreff der übrigen Organisationsverhältnisse vergl. die Diagnose der Gattung und oben p. 13—14.

Für die Bereitwilligkeit, mit der Professor G. HOLM, Intendent des Reichsmuseums zu Stockholm, eine Sammlung von Goniophyllum zu meiner Verfügung gestellt hat, spreche ich ihm meinen Dank aus. Auch dem Director des hiesigen geologischen Instituts, Professor GRÖNWALL, bin ich für gute Ratschläge und für Anfertigung der Schleifsnitte von Goniophyllum grossen Dank schuldig.



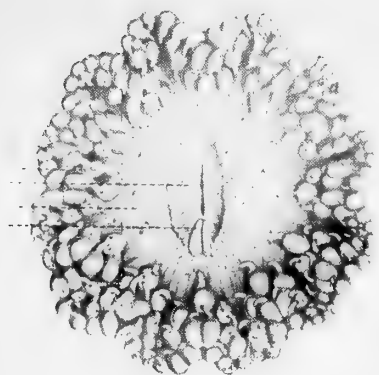
## Literaturverzeichnis.

- CARLGREN, O., Zur Mesenterienentwicklung der Aktinien. Öfversigt af K. Vet.-Akad:s Förhandl. 1897.
- , Anthozoa. Bronn's Klassen und Ordnungen, L. 1—6. 1903—1908.
- , On the Genus *Porponia* and related Genera. Trans. R. Soc. Edinburgh. Vol. 50, P. 1, N:o 4. 1914.
- CARRUTHERS, R. G., The primary septal Plan of the Rugosa. Ann. Mag. Nat. Hist. (7) 18. 1906.
- DUERDEN, J. E., Relationship of the Rugosa (*Tetracoralla*) to the living Zoantheae. Johns Hopkins Univ. Circul. Jan. 1902.
- , The antiquity of the Zoanthid Actinians. Sixth Ann. Report Mich. Acad. Sc. 1904.
- , The morphology of the Madreporaria. 6. The Fossula in Rugose Corals. Biol. Bulletin 9. 1905.
- , The morphology of the Madreporaria. 8. The primary Septa of the Rugosa. Ann. Mag. Nat. Hist. (7) 18. 1906.
- FRECH, F., Über das Kalkgerüst der *Tetracorallen*. Zeitschr. d. deutschen geol. Gesellsch. Bd 37. 1885.
- HADDON, A. C., Report on the Actiniae dredged off the South-west Coast of Ireland. Proc. R. Irish Acad. (3) 1. 1890.
- HERTWIG, R., Die Actinien der Challengerexpedition. Jena 1882.
- KOCH, G. v., Das Skelett der Steinkorallen. Festschrift für Gegenbauer 1896.
- KUNTH, A., Beiträge zur Kenntnis fossiler Korallen. 2. Zeitschr. d. deutschen geol. Gesellsch. Bd 21. 1869.
- LINDSTRÖM, G., Några iakttagelser öfver *Zoantharia rugosa*. Öfversigt af K. Vet.-Akad:s Förhandl. 1865.
- , Om de palaeozoiska formationernas operkelbärande koraller. Bih. t. K. Svenska Vet.-Akad:s Handl. Bd 7, N:o 4. 1882.
- , Beschreibung einiger obersilurischer Korallen. Bih. t. K. Svenska Vet.-Akad:s Handl. Bd 21, Afd. 4, N:o 7. 1896.
- Mc MURRICH, J. P., Report on the Actiniae collected by . . . Albatross. Proc. U. Stat. Nat. Mus. 16. 1893.
- , Report on the Actinaria collected by the Bahama Expedition. Bull. Lab. Nat. Hist. Univ. Iowa. 1898.
- , Contributions on the morphology of the Actinozoa. 6. Biol. Bull. 2, N:o 4. 1901.
- POURTALES, L. F. DE, Deep-Sea Corals. Illustr. Cat. Mus. Compar. Zool. Harvard College. 4. 1871.
- VERRILL, A. E., Notice of the recent Additions to the marine Fauna of the Eastern Coast of North America. Americ. Journ. Sc. a. Arts (3) 17. 1879.
- , Notice of the remarkable Marine Fauna of New England. Americ. Journ. Sc. a. Arts (3) 23. 1882.
- , Results of the Explorations made by . . . Albatross. Rep. U. Stat. Fish. Commiss. 1883.
- WASSILIEFF, A., Japanische Actinien. Abh. d. K. Bayr. Akad. d. Wiss. Math.-Physik. Klasse. Suppl.-Bd 1, Abh. 2. 1911.
- WILL, L., Die Klebkapseln der Actinien. Sitzb. Naturf. Gesellsch. Rostock N. F. Bd 1. 1909.

## Tafelerklärung.

- Fig. 1. *Polysiphonia tuberosa* R. Hertwig. (Nach R. Hertwig 1882.) Vergr. etwa 0,75/1.  
Fig. 2. *Goniophyllum pyramidale* His. Vergr. 1,5/1.  
Fig. 3.       »                       »                       (nach Lindström 1882) Vergr. 2/1.  
Fig. 4. *Isactinernus 4-lobatus* Carlgr. von oben gesehen. Vergr. etwa 0,75/1.  
Fig. 5.       »                       »                       von der Seite. Vergr. etwa 0,75/1.  
Fig. 6. *Actinernus michaelisarsii* Carlgr. Vergr. 1/1.  
Fig. 7. *Synactinernus flavus* Carlgr. von oben gesehen. Vergr. 2/1.  
Fig. 8.       »                       »                       von der Seite. Vergr. 2/1.  
Fig. 9. *Actinernus (Porponia) robustus* (Hertw.) Carlgr. Vergr. etwa 0,75/1.
-

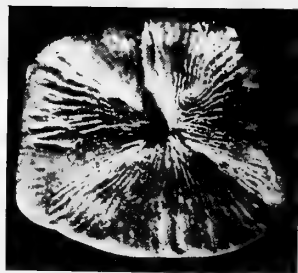




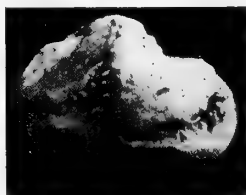
1.



3.



2.



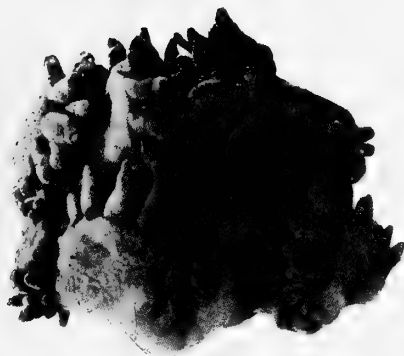
4.



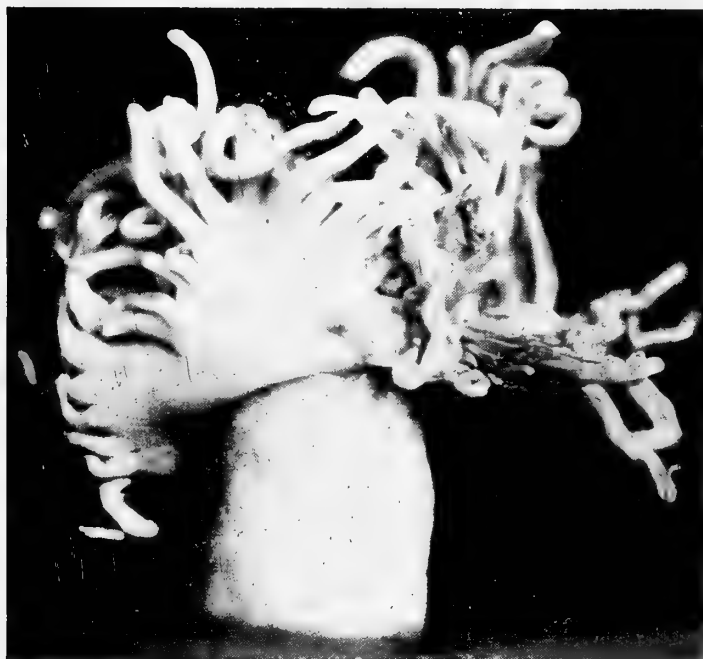
5.



6.



7.



9.



8.



# BIOLOGISCH-FAUNISTISCHE UNTERSUCHUNGEN AUS DEM ÖRESUND

## IV.

DIE INFUSORIENGATTUNGEN *LEMBUS* COHN UND *PLAGIOPYLA* STEIN

VON

HANS WALLENGREN

MIT 1 TAFEL UND 12 TEXTFIGUREN

---

(Arbeit aus dem Zoologischen Institut zu Lund)

LUND

C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG

OTTO HARRASSOWITZ

Der K. Physiographischen Gesellschaft am 11. Oktober 1916 vorgelegt.

LUND 1918  
HÅKAN OHLSSONS BUCHDRUCKEREI

## Die Gattung *Lembus* COHN.

Die Gattung *Lembus* wurde 1866 von COHN<sup>1</sup> für eine in einem Seeaquarium, dessen Wasser von der Nordsee herrührte, gefundene Form aufgestellt, die er *L. velifer* nannte. Schon COHN hielt es aber für wahrscheinlich, dass diese Form mit der von CLAPARÈDE und LACHMANN<sup>2</sup> beschriebenen Art *Cyclidium elongatum* identisch wäre, was auch von späteren Verf. bestätigt worden ist. Da aber diese Form offenbar nicht zur Gattung *Cyclidium* gehört, muss sie den Namen *Lembus elongatus* CLAP. u. LACHM. tragen. In demselben Aquarium beobachtete COHN<sup>3</sup> ein anderes Infusorium, das er *Anophrys sarcophaga* nannte. Was diese Art betrifft, hebt BÜTSCHLI<sup>4</sup> hervor, dass sie kaum von der Gattung *Lembus* zu sondern sein dürfte, und HAMBURGER und BUDDENBROCK<sup>5</sup> rechnen sie auch zu dieser Gattung. Ausser diesen beiden Arten werden von verschiedenen Verf. auch einige andere Arten aufgestellt. Diese sind aber aller Wahrscheinlichkeit nach mit den beiden erwähnten identisch. BÜTSCHLI<sup>6</sup> hebt unter seiner Beschreibung der Gattung *Lembus* hervor, dass nur 2 oder 3 gute Arten vorhanden sein mögen und HAMBURGER und BUDDENBROCK nehmen drei auf, nämlich *L. elongatus* CLAP. u. LACHM., *L. sarcophagus* COHN und *L. pusillus* QUENN.

Bei meinen Untersuchungen über die Infusorienfauna des Öresund habe ich zwei *Lembus*-Arten, die ich mit *L. sarcophagus* COHN und *L. elongatus* CLAP. u. LACHM. identifiziert habe, gefunden und, da unsere Kenntnis bezüglich der Organisation dieser beiden Infusorien in vielen Hinsichten unsicher und lückenhaft ist, habe ich sie mehr eingehend untersucht.

---

<sup>1</sup> Nr. 4, S. 270.

<sup>2</sup> Nr. 2, S. 273.

<sup>3</sup> Nr. 4, S. 273.

<sup>4</sup> Nr. 15, S. 1714.

<sup>5</sup> Nr. 23, S. 62.

<sup>6</sup> Nr. 15, S. 1714.

### *Lembus Sarcophagus* COHN.

Wie schon erwähnt, wurde diese Art zuerst von COHN unter dem Namen *Anophrys sarcophaga* beschrieben. QUENNERSTEDT<sup>1</sup> hat für eine an der Küste Gottlands gefundene Form eine besondere Art, *L. pusillus*, aufgestellt, hebt aber hervor, dass es fraglich ist, ob sie eine selbständige Art sei oder vielleicht eher als eine Jugendform von *L. elongatus* betrachtet werden müsse. HAMBURGER und BUDDENBROCK<sup>2</sup> nehmen sie als eine selbständige Art auf, die sich von *L. sarcophagus* hauptsächlich dadurch unterscheiden soll, dass der Hals vom Hinterkörper nicht so scharf abgesetzt ist. Wie ich aber im folgenden zeigen werde, variiert die Körperform des *L. sarcophagus* so bedeutend, dass es ganz unmöglich ist einen Artunterschied daran zu gründen. Daher möchte ich *L. pusillus* QUENN. identisch mit *L. sarcophagus* COHN ansehen. Ferner haben auch REES<sup>3</sup> und MOEBIUS<sup>4</sup> diese Art untersucht und abgebildet, MOEBIUS zwar unter dem Namen *Uronema marinum* DUJ., die aber von BÜTSCHLI<sup>5</sup> und HAMBURGER und BUDDENBROCK<sup>6</sup> mit *L. sarcophagus* identifiziert wird. Ferner hat CALKINS<sup>7</sup> diese Art unter den von QUENNERSTEDT gegebenen Namen beschrieben und abgebildet und endlich wird sie auch von SAHRHAGE<sup>8</sup> in seiner Arbeit über Bodenprozoen der Kieler Bucht kürzlich erwähnt.

In der Synonomie zur Gattung *Anophrys* COHN nimmt BÜTSCHLI<sup>9</sup> auch eine von COHN unter dem Name *Colpoda pigerrima* beschriebene Form auf, die also mit *L. sarcophagus* identisch anzusehen wäre. HAMBURGER und BUDDENBROCK<sup>10</sup> rechnen *C. pigerrima* zu der von SCHEWIAKOFF<sup>11</sup> aufgestellten Gattung *Blepharostoma*. Ob sie wirklich zu dieser Gattung gehört, darüber will ich mich nicht äussern, dass sie aber nicht mit *L. sarcophagus* COHN identisch sein kann, darüber scheint mir kein Zweifel obzuwalten. Ich habe sie nämlich oft im Wasser von Öresund beobachtet und habe feststellen können, dass sowohl der Bau ihres Peristoms und ihre allgemeine Körperform als auch die Art ihrer Bewegung von der Gattung *Lembus* ganz verschieden ist.

Was zuerst die Körperform des *Lembus sarcophagus* betrifft, so ist sie, wie schon COHN und QUENNERSTEDT beobachtet haben, ziemlich variabel. Sie hängt nämlich sehr vom Ernährungszustand des Tieres ab. Normal ernährte Tiere sind länglich walzenförmig, nach vorn mehr oder weniger verschmälert ohne in einen

<sup>1</sup> Nr. 6, S. 16.

<sup>2</sup> Nr. 23, S. 63.

<sup>3</sup> Nr. 11, S. 616.

<sup>4</sup> Nr. 16, S. 102.

<sup>5</sup> Nr. 15, S. 1715.

<sup>6</sup> Nr. 23, S. 63.

<sup>7</sup> Nr. 22, S. 446.

<sup>8</sup> Nr. 24, S. 66.

<sup>9</sup> Nr. 15, S. 1715.

<sup>10</sup> Nr. 23, S. 64.

<sup>11</sup> Nr. 18, S. 40.

Rüssel auszulaufen, nach hinten mehr abgerundet (Pl. I, Fig. 1). Die Körperform stimmt ziemlich gut mit der von QUENNERSTEDT<sup>1</sup> gegebenen Abbildung überein. Leben die Tiere in einer mit reichlicher Nahrung versehenen Kultur, so werden sie bisweilen mit Nahrungsstoffen so vollgepropft, dass sie eine breite eiförmige Körperform annehmen (Fig. A), in dem die Nahrungsvakuolen sich gewöhnlich in dem hinteren Körperteil sammeln, so dass dies mehr oder weniger aufgetrieben wird, während der Vorderteil zugespitzt erscheint (Fig. B). In schlecht ernährten oder hungernden Kulturen werden die Tiere mehr schlank mit einem rüsselförmig verschmälerten Vorderteil, so etwa wie REES<sup>2</sup> diese Art abgebildet hat.

Aus dem oben erwähnten geht somit hervor, dass man nicht die Art *L. pusillus* QUENN. aufrechterhalten kann. Sie muss, wie schon erwähnt, mit *L. sarcophagus* identifiziert werden.

Änderungen der Körperform durch Kontraktionen habe ich nicht beobachtet und die Tiere sind ohne Zweifel nicht kontraktibel, dagegen sehr biegsam.

In Betreff des Baues des Peristoms liegen in der Literatur von den verschiedenen Autoren streitige Angaben vor. COHN hat den Bau des Peristoms ganz missverstanden, was schon REES<sup>3</sup> hervorgehoben hat. Nach COHN sollte nämlich der Mund, der eine in einen kurzen Schlund nach innen eingebuchtete oblonge Spalte bildet, am Grund des Rüssels auf der konkaven Seite nahe dem vorderen Ende liegen, und aus der Mundöffnung sollte ferner ein sehr langes präorales Wimperbüschel heraustreten, das den Anschein einer flimmernden Membran gewährt. Die von QUENNERSTEDT hinsichtlich *L. pusillus* gegebene Beschreibung ist dagegen im grossen und ganzen zutreffend. Nach ihm geht vom Vorderende bis nahe der



Fig. A.



Fig. B.

*Lembus sarcophagus.* *Lembus sarcophagus.*  
Ein mit Nahrungsbal- Ein gut genährtes In-  
len ganz gefülltes In- dividuum. (Zeiss Was-  
dividuum. (Zeiss Was- serim. Ap. 2,5, ocul. 3).  
serim. Ap. 2,5, ocul. 3).

Nach ihm geht vom Vorderende bis nahe der Mitte des Körpers eine schmale rinnenförmige Vertiefung, an deren Hinterende die Mundöffnung gelegen ist. Vom Vorderende nach dem Mund verläuft in der Peristomrinne ein Mundsegel, das er als eine wirkliche Membran aufgefasst hat. Ferner hebt er hervor, er habe nicht entscheiden können, ob innerhalb dieses grossen Mundsegels noch eine feinere und niedrigere undulierende Membran vorhanden sei. REES glaubte zwei Pseudomembranen gesehen zu haben, »mais elles étaient beaucoup moins régulières et moins distinctes» (als bei *L. elongatus*). CALKINS erwähnt auch zwei solche Membranen, die eine soll am rechten, die andere am linken Peristomrand

<sup>1</sup> Nr. 6, Pl. Fig. 6.

<sup>2</sup> Nr. 11, Pl. XVI. Fig. 3.

<sup>3</sup> Nr. 11, S. 619.

sitzen. Möbius beschreibt nur eine halbmondförmige adorale Membran, die bei grossen Individuen vom Vorderende bis über die Mitte des Körpers reicht. Den Mund verlegt er etwa vor der Mitte der Bauchseite.

Bei seiner kritischen Darstellung der Mundbewimperung bei den ciliaten Infusorien hebt BÜTSCHLI<sup>1</sup> hervor, dass wir nach Analogie mit *Lembadion* und *Pleuronema* die eigentliche adorale Membran als die linke ansehen müssen.

Wie zuerst QUENNERSTEDT beobachtete, geht die Peristomrinne, die auf ihrem Boden keine Cilien trägt, vom Vorderende bis etwa zur Mitte des Körpers. (Pl. I, Fig. 1). Sie ist verhältnismässig tiefer und breiter als bei *L. elongatus*, am tiefsten längs der rechten Seite (Fig. C), und schwach S-förmig gebogen (Pl. I, Fig. 1). Im Vorderende am linken Peristomrande fängt eine hohe, deutlich quergestreifte undulierende Membran an und geht längs dem rechten Peristomrande bis zum

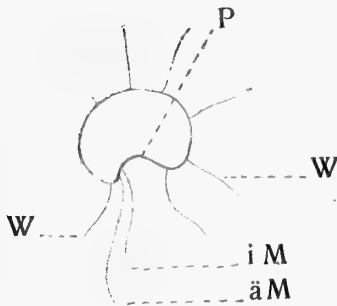


Fig. C.

*Lembus sarcophagus*. Optisches Querschnitt durch den Vorderteil des Körpers. P = Peristomrinne, iM = innere, äM = äussere adorale Membran, W = Randwimper.

Hinterende der Peristomrinne, wo sie sich hinten um der Mundöffnung nach links biegt (Pl. I, Fig. 1). Diese Membran ist leicht zu sehen und ist daher auch von sämtlichen Autoren beobachtet worden. Unmittelbar innerhalb dieser äusseren, ziemlich kräftig entwickelten Membran sitzt aber eine andere, sehr dünne und sehr fein gestreifte innere undulierende Membran, die nicht so hoch wie die äussere zu sein scheint (Pl. I, Fig. 1 u. 2).

Die Beobachtung von REES und CALKINS, nach welcher zwei peristomale Membranen vorhanden sind, ist also unzweifelhaft richtig. Sie räumen aber nicht die beiden Peristomränder, sondern folgen nur den rechten.

Die innere Membran ist indessen sehr schwer deutlich zu sehen. Sie wird nämlich von der äusseren Membran gewöhnlich bedeckt und ihre Bewegungen fallen auch mit den der äusseren in der Regel zusammen. Bisweilen habe ich jedoch deutlich sehen können, wie die beiden Membranen sich von einander trennen, die äussere wird für einen Augenblick nach aussen und die innere nach innen geschlagen, um danach wieder dicht an einander gehalten zu werden. Am besten sieht man sie aber bei mit Osmiumdämpfen fixierten Tieren. Bei solchen werden nämlich die beiden Membranen oft in verschiedenen Stellungen fixiert und treten deutlich hervor. Wenn das Mikroskop tief, an die Base der Membranen, eingestellt wird, sieht man auch bei stärkerer Vergrösserung am rechten Peristomrand sehr deutlich zwei Basalsäume (Pl. I, Fig. 2), am linken Rand dagegen kann man keinen solchen entdecken.

Dass diese beiden undulierenden Membranen wirkliche Membranen vorstellen und nicht durch dicht sitzende Zilien vorgetäuscht werden, scheint mir sowohl aus ihrem Verhalten bei den lebenden Tieren als aus ihrem Aussehen in fixiertem Zustande hervorzugehen.

<sup>1</sup> Nr. 15, S. 1375.



Am Hinterende der Peristomrinne ist die halbmondförmige, immer offenstehende Mundöffnung gelegen. COHN und MÖBIUS geben an, dass ein kurzer Schlund vorhanden sei. Einen solchen habe ich nicht sehen können. Die Mundöffnung scheint direkt in das Entoplasma hineinzuführen. Ohne Zweifel haben die erwähnten Autoren die gewöhnlich dicht an der Mundöffnung liegende helle Nahrungsvakuole, die schon QUENNERSTEDT beobachtete, als einen Schlund gedeutet.

In Bezug auf die Körperstreifung liegen in der Literatur widersprechende Angaben vor. COHN giebt an, dass die Körperoberfläche fein und eng langgestreift und noch dichter und zarter geringelt sei. REES erwähnt in seiner Beschreibung zwar nichts von einem solchen Relief der Körperoberfläche, aber an seinen Abbildungen kann man doch eine Andeutung zur Längs- und Querstreifung sehen. QUENNERSTEDT sagt, dass die Körperoberfläche nur schwache und wenige Längsstreifen zeige, und MÖBIUS hebt hervor, dass die Wimpern in sechs Längsreihen stehen. Die beiden letzten Verf. haben somit offenbar keine Querstreifung beobachtet. Auch CALKINS erwähnt nur eine Längsstreifung.

Was nun die Körperstreifung betrifft kann ich die Angaben QUENNERSTEDTS und MÖBIUS' völlig bestätigen. Die Längsstreifen liegen ziemlich weit von einander und sind verhältnismässig schwach markiert (Pl. I, Fig. 1). Keine Querstreifung habe ich auch mit den stärksten Systemen von ZEISS und unter den günstigsten Beleuchtungsverhältnissen sehen können und möchte daher ganz bestimmt behaupten, dass eine solche nicht vorhanden ist. Da aber viele Autoren trotzdem eine Querstreifung beschreiben, so müssen sie natürlich dafür einen Grund haben, und in der Tat habe ich besonders an Tieren, die eine Stunde oder länger unter dem Deckglas gehalten waren, oft bei schwacher Vergrößerung ein Aussehen beobachtet, als wären sie fein queringelt (Fig. D). Untersucht man indessen solche Tiere mit einem stärkeren System (Zeiss Comp.-Ocul. 6 u. Apochr. 2 mm.) so sieht man sogleich, dass es keine eigentliche Querstreifung ist, sondern dass eine solche dadurch nur vorgetäuscht wird, dass an den Längsstreifen kleine walzenförmige Erhöhungen vorhanden sind (Fig. D). Zwischen den Längsstreifen aber ist die Körperoberfläche ganz eben und zeigt keine Spur von Querstreifen. Oft habe ich indessen in ganz frischen Präparaten Tiere mit einem ähnlichen Aussehen beobachtet, weshalb es mir nicht ausgeschlossen scheint, dass solche wenn gleich sehr kleine warzenförmige Erhöhungen auch unter normalen Verhältnissen vorhanden sind. Sie treten aber bei solchen Tieren, die eine Zeit unter dem Deckglas gehalten und für die Einwirkung des infolge der Abdunstung des Wassers erhöhten osmotischen Druckes

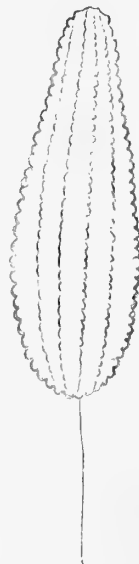


Fig. D.

*Lembus sarcophagus.*

Ein Individuum, das zwei Stunden unter dem Deckglas gehalten ist. (Zeiss Wasserimmers. Apert. 2.5, Comp.-Ocul. Nr. 4.)

ausgesetzt worden sind, deutlicher hervor. Es ist ohne Zweifel dieses Relief der Körperoberfläche, das die Autoren veranlasst hat, eine Querstreifung anzunehmen.

Das Wimperkleid ist verhältnismässig spärlich, die Wimpern aber ziemlich lang. REES sagt, dass an den Seiten des Mundes und vor ihm keine Wimpern vorhanden seien. Dies ist nach meinen Beobachtungen aber nicht richtig. Am linken Rande der Peristomrinne sitzt eine Reihe Wimpern und eine solche läuft auch längs dem rechten Peristomrande ausserhalb der äusseren Membran (Pl. I, Fig. 1 u. Fig. C). Diese beiden Wimperreihen sind von derselben Stärke wie die übrigen Körperwimpern und setzen auf der Bauchseite nach dem Hinterende fort.

Am Hinterende des Körpers findet sich eine Fühlborste, die sehr lang, etwa die Hälfte des Körpers ist. Von COHN und QUENNERSTEDT ist diese nicht beobachtet worden.

Die Pellikula ist dünn und biegsam, das Ektoplasma verhältnismässig dünn und mit einer wenig scharfen Grenze vom Entoplasma getrennt. Das Entoplasma ist farblos, durchsichtig und mehr oder weniger mit Nahrungsvakuolen gefüllt. Bisweilen sind die Nahrungsvakuolen zahlreich und füllen das Innere beinahe ganz aus, so dass die normale Körperform, wie schon erwähnt, stark verändert wird (Fig. A u. B). Gewöhnlich liegen die Nahrungsvakuolen nur im hinteren Teil des Körpers hinter dem Makronukleus (Pl. I, Fig. 1), mehr selten werden sie auch in den vorderen Körperteil verschoben. Der Inhalt der Vakuolen färbt sich lebhaft Fuchsinrot, wenn die Tiere in eine stark verdünnte Lösung von Neutralrot (ein Tropfen 1% Neutrallösung in 1 cm<sup>3</sup> Meerwasser) überführt werden, und dürfen somit eine saure Reaktion haben. Eine ziegelrote oder gelbliche Färbung, die die neutrale und alkalische Reaktion kennzeichnet, habe ich an den Vakuolen dieser Art nicht beobachtet. An mit Sublimat-Eisenessig fixierten, in Parafin eingebetteten und mikrotomierten Tieren, die mit Eisen-Alaunhämatoxylin gefärbt sind, treten die Nahrungsvakuolen oft sehr schön hervor (Pl. I, Fig. 3). Man sieht an solchen Präparaten, dass das Protoplasma ringsum die Vakuole verdichtet ist und kleine, sich schwarz färbende Körnchen enthält.

Wie schon erwähnt, liegt unmittelbar innerhalb der Mundöffnung im Entoplasma eine helle Vakuole, die eine sich bildende Nahrungsvakuole vorstellt (Pl. I, Fig. 1).

Eine kontraktile Vakuole ist, wie schon COHN erwähnt, am Hinterende des Körpers gelegen (Pl. I, Fig. 1).

Im Entoplasma des vorderen Körperteiles vor dem Makronucleus findet sich gewöhnlich eine Menge kleiner Körnchen, die sich nicht mit Neutralrot färben (Pl. I, Fig. 1). Bisweilen sind solche auch im hinteren Teil des Körpers vorhanden.

Makronucleus, schon von REES und MÖBIUS beobachtet, ist bei den lebenden Tieren kugelförmig (Pl. I, Fig. 1). Bei fixierten und gefärbten Tieren ist er oft mehr oder weniger oval oder eiförmig (Pl. I, Fig. 3) und liegt etwa in der Mitte des Körpers. Das Chromatin ist gleichförmig im Kern verteilt.

Mikronucleus, der sich mit Kernfarbstoffen stark und homogen färbt, ist nahe vor dem Makronucleus gelegen (Pl. I, Fig. 3).

Die Schwimmbewegung dieser Art findet unter Drehung um die Längsachse statt, aber gleichzeitig beschreibt das Vorderende des Körpers gewöhnlich eine weite Spirale, was ohne Zweifel durch die Schlagwirksamkeit der peristomalen Membranen verursacht wird. Das Hinterende dagegen macht keine grösseren Exkursionen, sondern wird ziemlich geradlinig in der Mitte der Bewegungsspirale gehalten (Fig. E, *a* u. *b*). Die Weite der Bewegungsspirale nimmt aber mit der Schnelligkeit des Vorwärtsschwimmens ab, so dass die Tiere, wenn sie schnell schwimmen, sich ziemlich geradlinig bewegen (Fig. E, *c*).

Nicht so selten habe ich gesehen, dass auch bei langsamer Bewegung die Tiere ziemlich geradlinig schwimmen. In diesem Falle dürften wahrscheinlich die Peristommembranen eingefaltet sein und die Schwimmbewegung ausschliesslich mittelst den Körperwimpern bewerkstelligt werden. Die Tiere bewegen sich unter dem Deckglas gewöhnlich nicht besonders schnell und werden verhältnismässig leicht tigmotaktisch beeinflusst. Stossen sie z. B. gegen verwesende organische Teile, so werden sie tigmotaktisch gereizt und liegen für eine kürzere Zeit still. COHN erwähnt auch, dass er oft gesehen hat, wie sich die Tiere um ein faulendes Fleischstückchen massenhaft gesammelt haben. In meinen Kulturen habe ich sie zu Tausenden in der von Bakterien gebildeten Kalmhaut an der Wasseroberfläche gefunden. Bei die-



Fig. E.

*Lembus sarcophagus*. Die Bewegung, *a* langsam, *b* etwas schneller, *c* schnell.

sen tigmotaktisch gereizten Tieren sind gewöhnlich die längs den Peristomrändern sitzenden Wimpern und die undulierenden Membranen in einer lebhaften Bewegung und verursachen eine stetige Drehung des Tieres. Dann und wann fangen auch die postperistomalen Körperwimpern an zu schlagen und treiben das Tier ein Stückchen in den Bakterienhaufen hinein. Tigmotaktisch reizbar sind vor allem die Wimpern, die am vorderen Körperende sitzen. Bei einer leisen Berührung stehen nämlich diese Zilien still und haften an den Fremdkörpern, so dass das ganze Tier für eine Weile verankert wird. Oft sieht man daher, wie die Tiere bei Berührung des Deckglases an diesem mit den tigmotaktischen Vorderwimpern haften und sich nur mit Schwierigkeit losreissen können. Dies ist besonders der Fall mit denjenigen Tieren, die lange, etwa einige Stunden, unter dem Deckglas gehalten worden sind. Es scheint, als ob die Erhöhung des osmotischen Druckes des Meerwassers

oder möglicherweise der Sauerstoffmangel eine Erhöhung der tigmotaktischen Reizbarkeit der erwähnten Wimpern bewirken sollte.

*L. sarcophagus* ist hauptsächlich Bakterienfresser und kommt somit vor allem im Meerwasser mit faulenden organischen Teilen vor. So fand COHN zahllose Individuen zwischen faulenden Fleischfasern in seinen Nordseeaquarien und QUENNERSTEDT sah diese Art immer in Meerwasser, das einige Tage aufbewahrt war. MÖBIUS fand sie zahlreich in seinen Aquarien zwischen faulenden Miesmuscheln.

Im Öresund tritt diese Art überall in der Küstenregion zwischen verwesenden Algen oder anderen Pflanzen und in Brackwassertümpeln häufig auf. Zu jeder Jahreszeit habe ich mir reichliche Kulturen verschaffen können. Legt man Algen oder tote Muscheln in ein kleines mit Öresundswasser gefülltes Gefäß, so entwickelt sich in der Regel nach einigen Tagen eine zahllose Menge Tiere.

*L. sarcophagus* ist von verschiedenen Fundorten bekannt: Nordsee an Helgoland (COHN), englische Küste (KENT), schwedische Westküste an Varberg, Ostsee an den Küsten von Gottland (QUENNERSTEDT), Kielerhafen und südliche Ostsee (MÖBIUS und SAHRHAGE), Osterschelde (REES), Golf von Neapel (ENTZ), Hafen von Genua (GRUBER), die Küsten von Algier (MAUPAS), Schwarzes Meer (PEREJASLAWZEWA<sup>1</sup>) und Woods Hole (CALKINS). Ausserdem hat MAUPAS<sup>2</sup> sie auch in Süßwasser in Algier gefunden.

### *L. elongatus* CLAP. u. LACHM.

Zwar ist, wie schon COHN<sup>3</sup> und QUENNERSTEDT<sup>4</sup> hervorgehoben haben, die von O. F. MÜLLER<sup>5</sup> erwähnte Form, *Vibrio verminis*, ohne Zweifel mit dem *L. elongatus* CL. u. L. identisch. Diese Art aber wurde zuerst von LACHMANN näher untersucht und abgebildet und nach seinen Notizen und Zeichnungen von CLAPARÈDE<sup>6</sup> beschrieben. Bei der Reproduktion der Zeichnung LACHMANNs hat aber, wie schon QUENNERSTEDT bemerkt, CLAPARÈDE merkwürdig genug das Tier auf den »Kopf« gestellt, so dass das Vorderende nach unten und das Hinterende nach oben wendet. In dem Text hebt er auch hervor, dass er glaubt, dass diese Orientierung im Vergleich mit *Cyclidium glaucoma* richtig sei. Nach der Zeit LACHMANNs ist diese Art von vielen Forschern untersucht und unter verschiedenen Namen beschrieben worden, aber trotzdem ist man in Betreff einiger wichtigen Organisationsverhältnisse noch nicht ins klare gekommen.

Wie sämtliche Verf. erwähnen und wie es auch der Name andeutet, ist die Körperform bei *L. elongatus* langgestreckt, lanzettlich. An der Mitte am breitesten wird der Körper nach vorn und hinten mehr oder weniger verjüngt (Pl. I, Fig. 4).

<sup>1</sup> Nr. 13, S. 96.

<sup>2</sup> Nr. 8, S. 619.

<sup>3</sup> Nr. 4, S. 272.

<sup>4</sup> Nr. 6, S. 15.

<sup>5</sup> Nr. 11, S. 57, Taf. VIII, Fig. 1—6.

<sup>6</sup> Nr. 2, S. 273.

Besonders die vordere Körperhälfte ist dünn, dorsoventral zusammengedrückt und stellt eine hals- oder rüsselförmige Bildung dar, die COHN<sup>1</sup> mit dem Rüssel bei *Loxophyllum* oder *Trachelius* vergleicht (Pl. I, Fig. 4). Sehr oft ist, wie QUENNERSTEDT erwähnt, die verjüngte vordere Körperhälfte ein wenig rückwärts gebogen (Fig. F). Die hintere Körperhälfte ist spulförmig, zwar nach hinten verjüngt aber im Hinterende abgerundet.

Der Körper ist, wie die Autoren angeben, sehr biegsam und elastisch, aber nicht merkbar kontraktil.

Bei den von mir gemessenen Tieren betrug die Körperlänge 78.15 bis 114.62  $\mu$  und die grösste Breite des Körpers 10.42 bis 17.5  $\mu$ . An zwei Individuen wurden mehr eingehende Messungen vorgenommen, die folgende Resultate gaben:

Individ.	Körperlänge	Die Länge des Halses zur Mundöffn.	Die grösste Breite des Körpers	Die Breite des Halses am Vorderende
I	112.5 $\mu$	52.5 $\mu$	17.5 $\mu$	7.5 $\mu$
II	92.5 $\mu$	45.0 $\mu$	12.5 $\mu$	5.0 $\mu$

Was die Streifung der Körperoberfläche betrifft, sind die Angaben der Autoren auch hinsichtlich dieser Art sehr streitig. COHN<sup>2</sup> giebt an, dass die Körperoberfläche von zarten, parallelen, horizontalen Querfurchen, namentlich deutlich am Hintertheil geringelt ist. QUENNERSTEDT<sup>3</sup> erwähnt dagegen, dass eine Längsstreifung vorhanden ist; die Streifen seien aber schwach markiert, liegen weit von einander und seien schwer zu sehen. Eine Querstreifung habe er nicht beobachten können, trotzdem, wie er hervorhebt, die Körperkontur besonders am Hinterteil ein Aussehen darbietet, als ob die Oberfläche quergestreift wäre.

FABRE-DOMERGUE<sup>4</sup> sagt hinsichtlich der von ihm als *L. striatus* beschriebenen Art, die ohne Zweifel, wie HAMBURGER und BUDDENBROCK<sup>5</sup> angeben, mit *L. elongatus* CLAP. u. LACHM. identisch ist: »Le tégument porte un système de striation longitudinal et un système de striation transversal qui se coupent à angle droit et

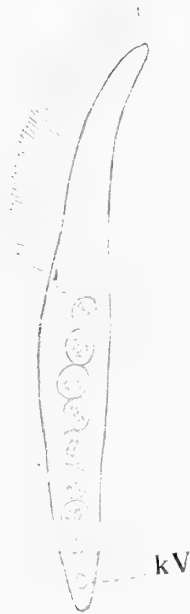


Fig. F.

*Lombrus elongatus*, von der linken Seite gesehen.  
(Zeiss Wasserimm. Apert 2.5, Ocular 0.)

<sup>1</sup> Nr. 4, S. 270.

<sup>2</sup> Nr. 4, S. 271.

<sup>3</sup> Nr. 6, S. 14.

<sup>4</sup> Nr. 12, S. 560.

<sup>5</sup> Nr. 23, S. 62.

donnent à la surface de *Lembus striatus* un aspect finement quadrillé». Auch GOURRET u. ROESER<sup>1</sup> beschreiben eine solche Streifung.

Wie bei der vorigen habe ich auch bei dieser Art nur eine Längsstreifung der Körperoberfläche sehen können. Die Längsstreifen sind verhältnismässig schwach und liegen weit von einander. Keine Querstreifung ist vorhanden, aber, wenn man die Tiere unter schwächerer Vergrösserung beobachtet, bekommt man leicht den Eindruck, als wenn die Pellicula querverringelt wäre, was von denselben Ursachen wie bei *L. sarcophagus* bedingt ist. Die warzenförmigen Erhöhungen an den Längsstreifen treten aber bei *L. elongatus* bei sämtlichen Individuen deutlich hervor (Pl. I, Fig. 4). Bei Vitalfärbung mit Neutralrot tritt bei dieser Art eine sehr charakteristische Färbung ein. Längs jedes Längsstreifen färben sich nämlich zwei Reihen kleiner Körperchen oder Körnchen intensiv rot (Fig. G). Die eine Reihe, die an den Längsstreifen selbst zu liegen scheint, besteht aus etwas grösseren runden Körperchen, die eben die warzenförmigen Erhöhungen der Pellicula bilden. Die andere Reihe, die an der Seite der Längsstreifen gelegen ist, enthält kleiner und, wie es scheint, etwas tiefer im Ectoplasma liegende Körnchen. Solche mit Neutralrot stark färbaren Körperchen sind nicht bei *L. sarcophagus* vorhanden.



Fig. G.

*Lembus elongatus*. Ein mit schwacher Neutralrotlösung vital gefärbtes Individuum. (Zeiss Wasserimm. Apert. 2.5, Comp.-Ocul. 4.)

In Bezug auf den Bau des Peristoms liegen auch bei dieser Art sehr streitige Angaben vor. COHN<sup>2</sup> sagt, dass auf der Oberseite des Körpers sich eine von Vorn bis zum zweiten Drittel desselben reichende Mundspalte befinde, und dass aus dieser eine segelartige Membran mehr oder weniger herausgestülpt werden könne. Dieses Mundsegel sei aber nur scheinbar eine Membran; in der Tat bestehe es aus einer Reihe langer Wimpern. Auch KENT<sup>3</sup> und REES<sup>4</sup> haben sich für die Ziliennatur dieser Membran erklärt, und der letzte Verf. erwähnt, dass zwei solche Pseudomembranen vorhanden seien, die eine soll sich dem rechten und die andere dem linken Peristomrand entlang befinden. QUENNERSTEDT<sup>5</sup>, der gegen

COHN hervorhebt, dass kein eigentliches Peristom, höchstens eine schmale und seichte Rinne vorhanden sei, hat das Mundsegel als eine fein gestreifte undulierende Membran aufgefasst, die sich längs der einen Seite von vorn bis zur ovalen Mundöffnung erstreckt. Ferner erwähnt er, dass er innerhalb des

<sup>1</sup> Nr. 14, S. 482.

<sup>2</sup> Nr. 4, S. 270.

<sup>3</sup> Nr. 7, S. 549.

<sup>4</sup> Nr. 11, S. 615.

<sup>5</sup> Nr. 6, S. 14.

Mundsegels auch eine andere Membran beobachtet hat. FABRE-DOMERGUE<sup>1</sup> beschreibt nur eine fein strierte undulierende Membran, während GOURRET u. ROESER<sup>2</sup> sowohl eine solche, die an der linken Seite des Peristoms befestigt werden soll, als auch eine Reihe feiner, innerhalb der adoralen Membran an der Peristomrinne sitzender Zilien erwähnen. Die drei letzterwähnten Autoren haben ferner die kleine ovale Mundöffnung beobachtet. FABRE-DOMERGUE sagt, dass ein kurzer tubulöser Pharynx von der Mundöffnung in das Entoplasma führt. GOURRET u. ROESER heben dagegen hervor, dass kein solcher vorhanden sei, sondern dass die Mundöffnung sich direkt in das Entoplasma öffne. Auch bei dieser Art sind also die Meinungen der Verf. in Bezug auf den Bau des Peristoms sehr geteilt.

Was zuerst die peristomale Rinne betrifft, ist die Angabe QUENNERSTEDTS ganz richtig. Eine Mundspalte im Sinne COHNS ist nicht vorhanden sondern nur eine seichte Rinne (Pl. Fig. 4 und Fig. H), die sich vom Vorderende etwa bis zur Mitte des Körpers streckt (Pl. I, Fig. 4). Der hintere Teil dieser Rinne biegt sich ein wenig nach rechts und an ihrem Hinterende, rechts von der ventralen Medianlinie (nicht, wie GOURRET und ROESER angeben, nahe der linken Körperseite) liegt die kleine ovale, stets offenstehende Mundöffnung, die unmittelbar ohne irgendeinen Pharynx in die Entoplasma einmündet (Pl. I, Fig. 4). Gewöhnlich liegt, wie schon QUENNERSTEDT beobachtet hat, an der Mundöffnung eine kleine helle Nahrungsvakuole, die dann und wann losgerissen und nach hinten in die Entoplasma geführt wird. Unmittelbar danach bildet sich anstatt der losgerissenen an der Mundöffnung eine neue Nahrungsvakuole.

Längs dem rechten (nicht wie GOURRET und ROESER angeben längs dem linken) Peristomrande von dem Vorderende bis zur Mundöffnung streckt sich eine wohlentwickelte undulierende Membran, die schön und sehr deutlich fein quergestreift ist. Wie QUENNERSTEDT gegen COHN schon hervorgehoben hat, stellt sie eine wirkliche Membran und nicht eine Reihe freier Zilien dar. Zwar ist sie, wie die undulierenden Membranen bei den Infusorien überhaupt, von feinen zilienähnlichen Consistenten zusammengesetzt, aber diese sind doch verhältnismässig fest mit einander verbunden, denn die Membran löst sich nicht, wie bei vielen anderen Infusorien, in freieren Zilien auf, wenn man die Tiere eine längere Zeit unter dem Deckglas hält.

Die Streifung dieser Membran ist ungewöhnlich deutlich und, wenn die Mem-

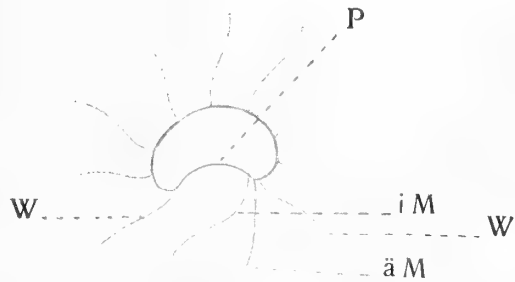


Fig. H.

*Lenzus elongatus*. Optische Durchschnitt durch der Hals. *P* = Peristomrinne, *iM* = innere und *äM* = äussere adorale Membran, *W* = Randwimper.

<sup>1</sup> Nr. 12, S. 560.

<sup>2</sup> Nr. 14, S. 481.

bran gerade hinaufgeschlagen wird, was oft eintritt, kann man ihren freien Rand als eine fein punktierte Linie sehen.

Die peristomale Membran ist bedeutend (2 oder 3 Mal) höher als die Breite der Peristomrinne und liegt in der Ruhe über diese nach links hinübergebogen (Pl. I, Fig. 4). Diese Stellung der Membran hat ohne Zweifel Fehldeutungen veranlasst. Wenn man nämlich unter dem Mikroskop mit tief eingestelltem Tubus die Membran dann betrachtet, so sieht man an der linken Seite der Peristomrinne den gestreiften freien Rand der Membran und an der rechten den gestreiften basalen Teil derselben und bekommt dann, besonders wenn die Membran in dieser Stellung schwach unduliert, leicht den Eindruck, als ob eine Membran längs jedem Peristomrand vorhanden wäre. Dass aber so nicht der Fall ist, findet man unschwer, wenn die Membran aufgeschlagen wird. Dann sieht man, dass längs dem linken Peristomrand keine Membran sondern nur eine Reihe Zilien sitzt, die hinsichtlich ihrer Grösse mit den Körperzilien ganz übereinstimmen. Aber eine Zweite nicht so hohe undulierende Membran findet sich jedoch auch bei dieser Art dem rechten Peristomrand entlang innerhalb der grossen äusseren Membran. Wenn das Tier ruhig liegt, hält es, wie erwähnt, die äussere Membran gewöhnlich ganz still über der Peristomrinne geschlagen, aber die innere Membran befindet sich in der Regel in einer lebhaften Undulation und ist dann deutlich zu sehen. Bisweilen steht indessen auch diese Membran still. Da kann man mit starker Vergrösserung ihre feine Streifung beobachten.

Offenbar von den Angaben REES' veranlasst nimmt BÜTSCHLI<sup>1</sup> an, dass auch bei der Gattung *Lembus* wie bei *Lembadion* jeder Peristomrand mit einer undulierenden Membran versehen sei, und dass somit in dieser Hinsicht eine völlige Übereinstimmung zwischen den beiden Gattungen vorhanden sei. Nach den vorliegenden Untersuchungen nimmt aber bei *Lembus* die eine Membrane eine ganz andere Stellung ein. Zwar dürfte die sich längs der rechten Peristomwand hinziehende Membran mit der entsprechenden Membran bei *Lembadion* homolog sein und die innerhalb dieser bei *Lembus* am Boden der Peristomrinne befindliche Membran mit der s. g. endoralen Membran bei *Lembadion* homologisiert werden können, aber eine linke Peristommembran, wie sie bei *Lembadion* und einigen anderen *Pleuro-neminen* entwickelt ist, ist bei *Lembus* nicht ausgebildet. Bei dieser Gattung sitzen, wie wir gefunden haben, längs dem linken Peristomrande nur gewöhnliche Körperwimpern.

Bei den mit Neutralrot vitalgefärbten Individuen zeigt es sich, dass der grösste Teil des Bodens der Peristomrinne solche rote Körperchen wie die der Körperoberfläche entbehrt (Fig. G). Nur im Hinterteil sind einige kleine sich lebhaft rot färbende Körnchen vorhanden, die in zwei Reihen längs der beiden Peristomränder geordnet sind.

Die Bewimperung des Körpers besteht wie bei der vorigen Art aus feinen aber verhältnismässig langen Zilien, die, wie es scheint, an den längs den Längs-

<sup>1</sup> Nr 15, S. 1375.



streifen befindlichen warzenförmigen Erhöhungen sitzen. Am linken und rechten Peristomrand befindet sich eine Reihe Wimpern, die wohl COHN<sup>1</sup> meint, da er sagt, dass eine lange rückwärts gekrümmte Wimpermähe die Ränder der Mundparti garniert. Diese Zilien sind aber nicht länger als die des übrigen Körpers. Nach COHN und REES sollen die Wimpern am Vorderende des Körpers einen längere Büschel bilden. Dies ist aber nicht der Fall. Auch die vorderen Wimpern sind den Körperwimpern ähnlich. Nur am Hinterende ist eine längere Fühlborste vorhanden, die etwa doppelt so lang wie die Körperzilien, aber bedeutend kürzer als die der vorigen Art ist. Diese Fühlborste haben die älteren Verf., LACHMANN, COHN u. a., nicht beobachtet.

Die kontraktile Vakuole ist im hinteren Ende des Körpers gelegen. Ihr Rythmus ist ziemlich langsam.

Im Entoplasma sind oft zahlreiche mit Bakterien und Detrituskörnchen gefüllte Nahrungsvakuolen vorhanden. Sie liegen gewöhnlich nur im hinteren Teil des Körpers und dringen nicht in den rüsselförmigen Vorderteil hinein. Eine durch massenhaft aufgenommene Nahrung verursachte Deformation des Körpers habe ich bei dieser Art nicht beobachtet.

Ausser Nahrungsvakuolen befindet sich meistens im Entoplasma auch eine grössere oder geringere Menge stark lichtbrechender Körner oder Kristallen. Diese sind oft im Entoplasma des Rüssels angehäuft, aber kommen auch im übrigen Körper zersträut vor (Pl. I, Fig. 4).

Das Entoplasma ist durchsichtig und ungefärbt, das Ektoplasma dünn und ebenso die Pellicula.

Der Makronucleus, der von einer runden oder ovalen Form ist, liegt hinter dem Peristom. Das Chromatin ist feinkörnig und gleichförmig verteilt wie bei der vorigen Art. Der Mikronucleus liegt an der Seite des Makronucleus (Pl. I, Fig. 5).

Nicht selten habe ich Individuen im Teilungszustand gesehen. Zwar ist es mir nicht gelungen den Teilungsvorgang eingehender zu verfolgen, so viel aber habe ich doch feststellen können, dass das Peristom auch beim vorderen Teilungsindividuum während der Teilung reorganisiert wird. Die alten Peristommembranen werden offenbar resorbiert und neue angelegt (Pl. I, Fig. 6). Mehrmals habe ich nämlich beobachtet, dass die grosse äussere Peristommembran beim vorderen Tochtertier am Ende des Teilungsprozesses ein ganz eigentümliches Aussehen darbietet. Sie ist in kurze Büchsel zerfallen, die langsam und unregelmässig schlagen. Dass diese Veränderung der Membran von einer vorhergehenden Resorption und nicht von einer künstlichen Zerfaserung, die man oft bei Infusorien beobachtet, die eine längere Zeit unter dem Deckglas gehalten worden sind, bedingt ist, zeigt unter anderen auch der Umstand, dass bei sämtlichen übrigen in demselben Präparat vorhandenen Tieren die Membrane normal war. Für eine Resorption spricht auch

---

<sup>1</sup> Nr 4 S. 271.

das Verhältnis, dass die Membran nur bei den vorderen Teilungsindividuen, von denen eben das alte Peristom übernommen wird, und nicht bei den hinteren Tochtertieren zerfasert war.

Die Locomotion dieser Art stimmt mit der der vorigen ziemlich überein. Das Pendeln bei langsamem Vorwärtsschwimmen ist aber viel grösser. Das Vorderende des Körpers schlägt nämlich bedeutend mehr seitwärts, so dass die Längsachse des Körpers einen Winkel von etwa  $45^\circ$  zur Bewegungsrichtung bildet (Fig. I).

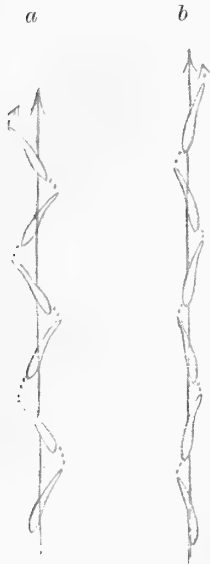


Fig. I.  
*Lembus elongatus*. Die  
Bewegung, *a* langsam  
und *b* schnell.

Das Tier beschreibt also eine weite Spirale um die Richtungslinie. Bei etwas schnellerer Vorwärtsbewegung nimmt das Pendeln ab und die Spirale wird enger.

In reinem Wasser schwimmen die Tiere zwar gewöhnlich nicht besonders schnell aber stetig und sind daher, wie COHN hervorhebt, ziemlich schwer unter dem Mikroskop näher zu studieren. Hält man sie aber unter dem Deckglas im Wasser mit Bakterien- und Detritusmassen, so werden sie von diesen leicht tigmotaktisch beeinflusst und können dann lange still liegen. Die Bewegungen der Körperwimpern und die der grossen äusseren Peristommembran sind gehemmt, nur die Undulation der inneren Peristommembran findet statt. Jedoch scheinen die vorderen Körperwimpern nicht so leicht tigmotaktisch reizbar wie bei der vorigen Art zu sein. Daher sieht man auch niemals, dass *L. elongatus* sich am Deckglas verankert.

Wie die *L. sarcophagus* ist auch diese Art an verschiedenen Orten beobachtet, an der Küste von Christiania (CLAPARÈDE und LACHMANN), im Aquarien mit Nordseewasser von Helgoland (COHN), an der Küste von Gotland (QUENNERSTEDT), an der englischen Küste, (KENT), am Osterschelde (REES), in der Baie de Concarneau (FABRE-DOMERGUE), im Hafen von Marseille und Bastia (GOURRET und ROESER), im Golf von Neapel (ENTZ), an der Küste von Algier (MAUFRES) und im Hafen von Genua (GRUBER). Im Öresund habe ich sie sowohl in den äusseren (an Mölle) wie in den inneren Teilen (an Barsebäckshafen) gefunden. Sie lebt zwischen Algen in dem seichten Wasser an der Küste und entwickelt sich oft zu reichen Kulturen in Aquarien mit faulenden Algen. Nach den vorliegenden Beobachtungen zu urteilen kommt *L. elongatus* nicht in süssem Wasser vor.

QUENNERSTEDT erwähnt, er habe die beiden *Lembus*arten nicht zusammen getroffen. *L. sarcophagus* fand er aber mit *Uronema marina* und *Chaëna vorax* zusammen und *L. elongatus* trat in Gesellschaft mit *Cyclidium citrullus*, *Uronema marina*, *Euplotes charon* und eine *Oxytricha*art auf. Bei meinen Untersuchungen habe ich oft die beiden *Lembus*arten in derselben Kultur gesehen. Sie treten auch mit vielen anderen Infusorien auf, die in mehr oder weniger verwesendem Wasser leben, z. B. *Metopus sigmoides* CLAP. u. LACHM., *Spirostomum ambiguum* EHRBG., *Lacry-*

*maria lagenula* CLAP. u. LACHM., *Uronema marina* DUJ., *Cyclidium glaucoma* O. F. M., *Euplotes harpa* STEIN und *Paramæcium aurelia* O. F. M. Die *Lembus*-arten scheinen gegen die Fäulnisprozesse und die in dem Kulturwasser ausgeschiedenen Stoffwechselprodukte sehr widerstandsfähig zu sein, indem sie in meinen Kulturen noch munter fortlebten, nach dem die übrigen Arten schon lange eingegangen waren. Von den beiden *Lembus*-arten scheint *L. sarcophagus* am widerstandsfähigsten zu sein. So habe ich von dieser Art Kulturen, die in Septemb. angelegt waren, während des ganzen Winters bis zum Ende April halten können ohne das Wasser zu wechseln oder neue Nahrung zu geben. Die Tiere waren im Frühling zwar nicht zahlreich, stark abgemagert und von geringer Grösse, aber sie lebten doch munter.

Wie schon hervorgehoben wurde, nimmt BÜTSCHLI an, dass unter den in der Literatur erwähnten Arten nur zwei oder drei aufrecht zu erhalten sind, und HAMBURGER u. BUDDENBROCK nehmen auch nur drei auf. Aus dem im vorigen gegebenen Bericht über meine Untersuchungen dürfte hervorgehen, dass kein Grund vorhanden ist, die von QUENNERSTEDT als *L. pusillus* beschriebene Form als eine von *L. sarcophagus* COHN getrennte Art zu erhalten. Beide stimmen vollkommen mit einander überein. Die Gattung *Lembus* enthält somit nur zwei Arten, *L. sarcophagus* COHN und *L. elongatus* CLAP. u. LACHM. Die Merkmale dieser beiden Arten können wir kürzlich so zusammenfassen.

#### *L. sarcophagus* COHN.

Ausser der von HAMBURGER u. BUDDENBROCK<sup>1</sup> erwähnten Synonymie ist *L. pusillus* QUENN. und die von KENT kurz beschriebene *L. subulatus*, die ohne Zweifel mit dieser Art identisch ist, hier aufzunehmen.

Körper etwa drei oder vier Mal so lang wie breit, länglich eiförmig. Der vordere Körperteil nicht halsförmig verschmälert, mit einer deutlichen und verhältnismässig tiefen Peristomrinne. Die abdominale Fühlborste von etwa der Hälfte der Körperlänge.

#### *L. elongatus* CLAP. u. LACHM.

(In Betreff der Synonymie siehe HAMBURGER und BUDDENBROCK<sup>2</sup>).

Körper sehr langgestreckt, etwa sieben bis acht mal länger als die grösste Breite. Die vordere Körperhälfte halsartig ausgezogen mit einer verhältnismässig schmalen und untiefen Peristomrinne. Die abdominale Fühlborste nur etwa ein Sechs- oder Siebentel der Körperlänge.

---

<sup>1</sup> Nr. 23, S. 63.

<sup>2</sup> Nr. 23, S. 62.

## Die Gattung *Plagiopyla* St.

Diese interessante Gattung wurde zuerst von STEIN<sup>1</sup> im Jahre 1860 für ein in sumpfigen Gewässern bei Prag und Niemegek gefundenes Infusorium, das er *Pl. nasuta* nannte, aufgestellt. Einige Jahre später beschrieb QUENNERSTEDT<sup>2</sup> unter dem Namen *Paramæcium cucullio* eine von ihm in faulem Meereswasser von der Westküste Schwedens an Warberg, also in Kattegat und nicht, wie LEVANDER<sup>3</sup> angibt, in der Ostsee, beobachtete Form, die, wie KENT<sup>4</sup> zuerst gezeigt hat, zu der Gattung *Plagiopyla* gerechnet werden muss. Sowohl KENT als GOURRET und ROESER<sup>5</sup> und LEVANDER hat die QUENNERSTEDTSche Art mit *Pl. nasuta* St. identifiziert.

Im Hafen von Marseille fand GOURRET u. ROESER eine *Pl. nasuta* nahestehende Art, die sie als eine Varietät *marina* auffassten.

Trotzdem also die Gattung *Plagiopyla* schon lange bekannt war und dahingehörende Formen von mehreren Forschern untersucht worden waren, war unsere Kenntnis hinsichtlich ihres Baues noch so mangelhaft, dass BÜTSCHLI in seinem grossen zusammenfassenden Werke<sup>6</sup> diese Gattung nur als unsicher in einer Note aufnehmen konnte. Durch die eingehende Untersuchung, die LEVANDER im Jahre 1894 an *Pl. nasuta* vornahm, wurde aber die Organisation dieser Art klargelegt und somit die Unsicherheit, die in Bezug auf diese Gattung lange herrschte, beseitigt. Ferner hat auch J. Roux<sup>7</sup> diese Art kürzlich beschrieben und die Angaben LEVANDERS in der Hauptsache bestätigt.

In einem mit Wasser, Braun- und Grünalgen von der Küste Öresunds am Barsebäckshafen eingerichteten kleinen Aquarium trat, nach dem die Pflanzen stark verfault waren, eine ziemlich reiche Kultur von einer *Plagiopyla*-Art auf, die zwar mit der Beschreibung LEVANDERS im grossen und ganzen übereinstimmte, aber in

---

<sup>1</sup> Nr. 3, S. 58—59.

<sup>2</sup> Nr. 5, S. 18, Taf. 1, Fig. 17 u. 18.

<sup>3</sup> Nr. 19, S. 64.

<sup>4</sup> Nr. 7, S. 538.

<sup>5</sup> Nr. 14, S. 476—479.

<sup>6</sup> Nr. 15, S. 1704—1705.

<sup>7</sup> Nr. 21, S. 601.

gewissen Hinsichten Abweichungen zeigte. Da ich keinen Grund habe anzunehmen, dass die Beschreibung und Abbildungen des finnischen Forschers in den betreffenden Hinsichten fehlerhaft sind, halte ich am richtigsten, die von mir untersuchte Art nicht mit *Pl. nasuta* zu identifizieren.

Berücksichtigt man den Umstand, dass die biologischen Verhältnisse in der Küstenregion an Warberg und in Öresund ziemlich übereinstimmend sind, so dürfte es schon daraus wahrscheinlich sein, dass die von mir in Öresund gefundene Art mit dem von QUENNERSTEDT aufgestellten *Paramæcium cucullio* identisch ist. Daher und aus Gründen, die im folgenden näher erörtert werden, habe ich auch den von ihm gegebenen Speciesnamen behalten und nenne sie

### *Pl. cucullio* QUENN.

Der Körper ist akontraktil aber sehr biegsam und elastisch und stimmt hinsichtlich seiner Form mit der von QUENNERSTEDT und LEVANDER gegebenen Beschreibung gut überein. Wenn man — natürlich ganz willkürlich — die Seite, an der die Peristomrinne anfängt, als die Bauchseite und die entgegengesetzte als die Rückenseite auffasst, so ist der Körper ein wenig von den lateralen Seiten komprimiert. Im Gegensatz zu LEVANDER habe ich in der Regel die rechte Körperseite mehr abgeplattet und die linke ein wenig mehr gewölbt gefunden. Wie QUENNERSTEDT schon erwähnt und richtig abgebildet hat, sieht es, wenn man das Tier von der Bauch- oder Rückenseite betrachtet, ganz so aus, als wäre das Vorderende stark nach links hinübergebogen (Fig. J), ein Verhältnis, das vom Verlauf der ziemlich tiefen aber kurzen Mundrinne bedingt ist. So bildet sich an der linken Seite vor dem Peristom ein gewölbtes preorales Feld (Fig. J). Nach den Abbildungen von LEVANDER (Fig. 28 u. 29) und ROUX (Pl. 13, Fig. 20) zu beurteilen scheint dies bei *Pl. nasuta* etwas grösser (etwa ein Drittel der Körperlänge) als bei *Pl. cucullio* (Fig. J). Auch an den Abbildungen von sowohl QUENNERSTEDT (Pl. I, Fig. 17 u. 18) als GOURRET u. ROESER (Pl. XXIX, Fig. 10) ist das preorale Feld nur ein Viertel oder Fünftel der Körperlänge und stimmt mit meinen Beobachtungen ziemlich gut überein.

Betrachtet man das Tier von den breiten Lateralseiten, so zeigt es, wie schon QUENNERSTEDT erwähnt, etwa einen bohnenförmigen Umriss (Fig. J u. Pl. I, Fig. 7), in dem die Rückenkontur mehr gewölbt, die Bauchkontur mehr gerade und ein

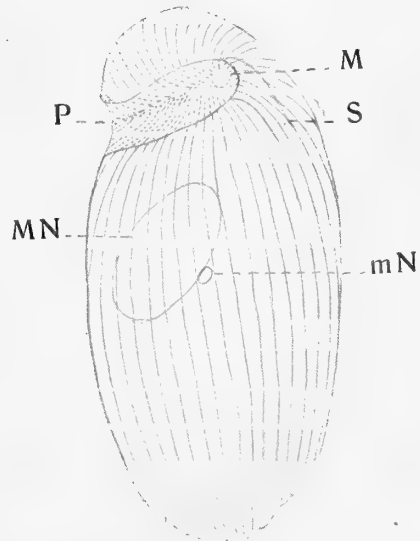


Fig. J.

*Plagiopyla cucullio* von der linken Seite gesehen. P = Peristomrinne, M = Mundöffnung, S = Schlund, MN = Makro-, mN = Mikronucleus. Zeitz Ocul. O, Wasserimmers., T = Tubusl. 160.

Stückchen hinter dem Vorderende, wo die Peristomrinne anfängt, schwach eingebuchtet ist. Das Vorder- und Hinterende ist abgerundet, jenes doch gewöhnlich etwas schmaler als dieses.

Die Körperoberfläche ist mit ziemlich dicht stehenden stark markierten Längstreifen versehen, deren Verlauf sehr charakteristisch ist. An der rechten Seite und an den angrenzenden Teilen der Rückenseite enden die Streifen, wie zuerst QUENNERSTEDT richtig erkannt, nicht am Vorderende sondern biegen sich an die linke Seite hinüber und ziehen über das preorale Feld bis zum vorderen Peristomrand fort (Fig. J), wo sie in die Peristomrinne eingehen. An der Bauchseite, an der linken Körperseite und den anliegenden Teilen des Rückens ziehen die Streifen zum Hinterrande (resp. Dorsalrande) der Peristomrinne, um sich da in das Peristom hinein fortzusetzen (Fig. J). Wie LEVANDER hervorhebt, gehen somit sämtliche Körperstreifen in die Peristomfurche hinein.

Am Hinterende des Körpers verhalten sich die Streifen etwas abweichend. Zwar ist es richtig, wie LEVANDER sagt, dass die Cilienfurchen nicht von einem postero-terminalen Punkte ausstrahlen, in dem die der linken Seitenfläche in die der rechten übergehen, aber einige Abweichungen müssen doch eine nähere Erwähnung finden. Die bauchrandständigen Streifen der rechten Seite gehen zwar um das Hinterende in die entsprechenden Streifen der linken Seite über. Die Streifen aber, die etwas höher auf der rechten Seite liegen, erreichen dagegen nicht das Hinterende, sondern enden ein Stückchen vor demselben an dem oberhalb des quergestreiften Bandes befindlichen Streifen (Fig. J). Dies Verhalten hat zwar LEVANDER erwähnt, aber auf seiner Figur (Fig. 28) sind sämtliche Streifen an der rechten Seite bis zum Hinterende gezeichnet.

An der Rückenseite endet der längs der Längs-Mittellinie hinziehende Streifen, bevor er das Hinterende erreicht hat, und die beiderseits von ihm liegenden Streifen biegen sich hinten um ihn herum und gehen in einander über.

In Zusammenhang mit der Streifung des Körpers möchte ich auch eine andere pelliculäre Bildung erwähnen. Bei *Pl. nasuta* hat LEVANDER an der rechten Körperseite ein fein quergestreiftes Band beschrieben, das hinsichtlich seines Aussehens an das bei der Gattung *Chlamydodon* vorhandene Band erinnert. Es beginnt bei *Pl. nasuta* am Vorderende des aboralen Peristomwinkels und verläuft den anliegenden Körperstreifen folgend erst ein Stückchen nach vorn, biegt dann bogenförmig nach hinten um, so dass eine grosse preorale Schlinge gebildet wird, und setzt in meridionaler Richtung zwischen zwei Körperstreifen nach hinten fort. Ein Stückchen hinter der Körpermitte hört es spitzig auslaufend auf. Ein ähnliches Band ist auch bei *Pl. cucullio* vorhanden (Pl. I, Fig. 7 u. Fig. K). Zwar hat es weder QUENNERSTEDT noch GOURRET und ROESER beobachtet, was aber nicht Wunder nehmen kann, da es ziemlich schwer zu sehen ist und zuerst bei stärkerer Vergrößerung (Zeiss Wasserim. oder homog. Immersion 2 mm.) deutlich sichtbar wird. Es verläuft aber auf etwas andere Weise als bei *Pl. nasuta*. Am oberen Rande des aboralen Endes der Peristomrinne fängt das Band an, biegt sich um

die Peristomrinne nach rechts um und zieht zwischen zwei an der rechten Seite nahe dem ventralen Rande liegenden Streifen nach hinten. Ein wenig hinter der Körpermitte endet es indem es spitzig ausläuft. Bei *Pl. cucullio* bildet somit das Band keine solche große Schlinge nach vorn (Pl. I, Fig. I u. Fig. K) und scheint auch etwas kürzer zu sein als bei *Pl. nasuta*.

Die Körperbewimperung ist dicht und besteht aus verhältnismässig langen und kräftigen Zilien. Nach GOURRET und ROESER sollen die am Vorderende befindlichen Zilien länger als die übrigen sein. Diese Angabe ist ohne Zweifel vom Umstand bedingt, dass diese Zilien gewöhnlich aufgerichtet und in einer mehr oder weniger lebhaften Bewegung begriffen sind (Pl. I, Fig. 7, R). Daher bekommt man den Eindruck, als wären sie länger als die an die Körperoberfläche gedrückten übrigen Zilien. In der Tat sind aber die Zilien gleich lang.

Das Peristom ist für diese Gattung besonders charakteristisch. Die tiefe und ziemlich breite-grubenförmige Peristomrinne fängt an der Bauchseite ein Stückchen hinter dem Vorderende an und geht auf die linke Seite über, wo sie quergestellt bis über die Längs-Mittellinie des Körpers fortsetzt, um in die ziemlich weite Mundöffnung einzumünden (Fig. J). Die Peristomrinne ist von einem höheren, schärfer markierten Vorderrande und einem niedrigeren Hinterrande begrenzt. Der Boden der Peristomrinne ist, wie LEVANDER zuerst beschrieben hat, schön feingestreift, indem die Körperstreifen in das Peristom fortsetzen. Die von vorn über das preorale Feld hinziehenden Streifen und die von der linken und ventralen Seiten kommenden biegen sich am Boden der Peristomrinne nach der Mundöffnung hin und gehen dicht zusammengedrängt bis zur Mundöffnung (Fig. J).

Was die Bewimperung des Peristoms betrifft, erwähnt STEIN eine undulierende Membran, die längs des unteren Randes der Peristomrinne liegen sollte. Auch an einer von ENGELMANN gezeichneten Skizze der *Pl. nasuta* ist nach BÜTSCHLI<sup>1</sup> ein undulierender Saum deutlich zu sehen. QUENNERSTEDT hat aber keine beobachtet, und die späteren Forscher haben auch vergebens eine solche gesucht. GOURRET und ROESER heben hervor, dass die Peristomrinne mit dicht sitzenden kurzen Zilien bekleidet ist, was auch LEVANDER bestätigt hat. Ebensowenig wie die erwähnten Forscher habe ich eine undulierende Membran finden können. Oft habe ich aber den Eindruck bekommen, als ob wirklich, wie STEIN sagt, ein schmaler undulie-

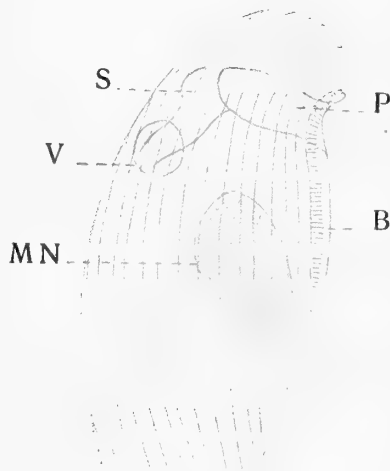


Fig. K.

*Plagiopyla cucullio* von der rechten Seite gesehen. Die Buchstabsbezeich. = Fig. J. B. = quergestreiftes Band. Zeiss. Comp. Ocul. 4, homogen Immers. 2 mm. Tubusl.  $\pm 0$ .

<sup>1</sup> Nr. 15, S. 1705.

render Hautstreifen, der einer Borste gleicht, von der Mundöffnung hinausginge. Dies wird aber dadurch vorgeteusch, dass die an der Vorderhälfte der Peristomrinne sitzenden Zilien gegen die an der Hinterhälfte befindlichen gedrückt werden, so dass ihre Spitze in eine Linie zusammenstossen.

Wie LEVANDER erwähnt, sind die peristomalen Zilien nicht von denen der Körperoberfläche hinsichtlich ihrer Grösse zu unterscheiden, sitzen aber viel dichter. Nur die längs des vorderen Peristomrande befindlichen sind etwas länger als die übrigen Peristomzilien.

Die runde und ziemlich weite immer offenstehende Mundöffnung (Fig. J, M) führt in das ebenfalls weite Schlundrohr ein (S). Dies biegt sich nach oben und

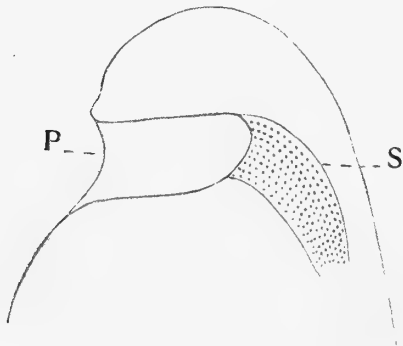


Fig. L.

*Plagiopylla cacullio*. Der Vorderteil mit dem Peristom und den Schland. Zeiss Comp. Ocul. 4, homog. Immers. 2 mm. Tubusläng.  $\pm$  0.

hinten. Von der linken Seite gesehen scheint es gleich weit zu sein. Betrachtet man es aber von der rechten Seite (Fig. K), so sieht man, dass es, wie GOURRET und ROESER erwähnen, mit einer Erweiterung (Vestibulum KENT) versehen ist. Nach LEVANDER sollen die Streifen und Bewimperung der Peristomrinne in das Schlundrohr hineingehen. Unschwer kann man auch an der linken Seite sehen, wie die Zilien in Längsreihen an der Schlundwand sitzen (Fig. L.). Ob aber die Wand ringsherum bewimpert ist, scheint mir nicht sicher. Im Gegenteil habe ich bei einer näheren Untersuchung des Schlundes mit stärkerer Vergrößerung (Zeiss' Komp.-Ocul. 8 und Homog.-immers. 2 mm.) den Eindruck erhalten, als ob die rechte

Wand nicht mit Wimpern bekleidet war. Jedenfalls sieht man hier (Fig. K) keine solche Reihen von hellen Pünktchen, der optische Durchschnitt der Zilien, wie an der linken Wand (Fig. L). Am inneren Ende des Schlundrohres befindet sich oft eine sich bildende Nahrungsvakuole (Fig. K, V).

Schon STEIN beobachtete bei *Pl. nasuta* im Ektoplasma dicht stehende Trichocysten. LEVANDER sagt, dass ihre Menge bei verschiedenen Individuen sehr variieren kann. QUENNERSTEDT, GOURRET und ROESER haben dagegen keine Trichocysten gefunden. Ebensowenig wie diese Forscher habe ich auch mit stärkerer Vergrößerung Trichocysten sehen können; da ich aber unter dem Mikroskop die Tiere mit Osmiumsäure fixierte, wurden einige Trichocysten hinausgeschleudert. Offenbar waren nur vereinzelt Trichocysten bei den von mir beobachteten Tieren vorhanden.

Das Entoplasma ist oft mit zahlreichen Nahrungsvakuolen gefüllt. Die Nahrung besteht von kleinen Detritusteilen und Bakterien.

Die kontraktile Vakuol liegt, wie schon QUENNERSTEDT beobachtete, im Hinterende des Körpers, aber näher der rechten Körperseite (Pl. I, Fig. 7). Ihre Entstehung durch Zusammenfliessen einer Anzahl kleiner Bildungskakuolen, wie LEVANDER angiebt, habe ich nicht beobachtet. Jedenfalls kann sie sich auch



direkt in situ bilden. Die Mündung der Vakuole liegt an der rechten Seite und unweit davon ist die Analöffnung gelegen.

Der Makronucleus, der von einer ovalen oder nicht selten runden Form ist (Fig. J u. K, MN), befindet sich in etwa der Mitte des Körpers ein wenig den Bauchseite genähert. Das Chromatin ist als feine Körnchen in ihm gleichförmig verteilt. Am Grosskern liegt ein homogener, stark lichtbrechender Mikronucleus (Fig. J, mN).

Die Bewegungen der Tiere sind gewöhnlich nicht besonders schnell, in dem sie, wenn sie nicht beunruhigt werden, auf einer der lateralen Seiten über die faulenden Pflanzenteilen oder über die Oberfläche des Objektglases langsam gleiten. Hierbei halten sie die meisten Körperwimpern ganz still, nur die des Vorderendes und die des Peristoms sind in Schlagwirksamkeit. Unaufhörlich oder wenigstens sehr oft ändern die Tiere ihre Bewegungsrichtung, indem sie sich gegen die dorsale Seite drehen und eine bogenförmige Bahn beschreiben. Diese Drehungen werden teils durch Steigerung der Schlagwirksamkeit der peristomalen Zilien und teils dadurch bewerkstelligt, dass die am dorsalen Vorderende befindlichen Zilien (Pl. I, Fig. 7 R) ihre effektiven Schläge umkehren und anstatt nach hinten nach vorn zu schlagen anfangen.

Ein verhältnismässig langsames Gleiten ist zwar die gewöhnlichste aber nicht die einzige Bewegungsart. Besonders wenn die Tiere durch irgend eine Ursache, z. B. durch kleine Stösse an das Deckglas, stark gereizt werden, fangen sie an unter Drehung um ihre Längsachse in einer schwach spiralförmigen Linie vorwärts schnell zu schwimmen.

Die Grösse der von mir untersuchten Art stimmt mit den von QUENNERSTEDT und LEVANDER angegebenen Zahlen gut überein. Zwei Individuen von durchschnittlicher Grösse betrugen in

	Länge	und	Breite
I	78.5		36.47 $\mu$ .
II	72.94		30.72 $\mu$ .

Die *Plagiopyla*-Arten leben, wie von sämtlichen Verf. hervorgehoben wird, in faulendem Wasser und treten immer in Gesellschaft mit *Metopus*- oder *Coenomorpha*-Arten auf. In meinen Kulturen waren gleichzeitig mit *Plagiopyla cucullio* folgende Infusorien vorhanden: *Lionotus fasciola* O. F. M., *Uronema elegans* MAUP., *Lembus elongatus* CLAP. u. LACHM., *Metopus sigonoides* CLAP. u. LACHM., *Euplotes harpa* ST. und *vannus* O. F. M., *Uronychia transfuga* O. F. M., *Aspidisca lynceus* O. F. M. und *Vorticella microstoma* EHRBG.

Da, wie aus der oben gegebenen Darstellung meiner Untersuchung hervorgehen dürfte, die vorliegende Art kaum mit der von LEVANDER eingehend beschriebenen *Pl. nasuta* identifiziert werden kann, und da es mir anderseits wenig annehmbar scheint, dass zwei verschiedene Arten an zwei so naheliegenden und so

mit einander biologisch übereinstimmenden Lokalen wie der Westküste Schwedens an Warberg und in Öresund auftreten sollten, habe ich, wie schon erwähnt, angenommen, dass die von mir beobachtete mit der von QUENNERSTEDT beschriebenen Art identisch ist. Da ferner GOURRET u. ROESER ihre *Pl. nasuta* var. *marina* auch im Meer gefunden haben, scheint es mir desgleichen sehr wahrscheinlich, dass sie ebenfalls der *Pl. cucullio* gehört. Wir können also zwei Arten von dieser Gattung unterscheiden: *Pl. nasuta* STEIN und *Pl. cucullio* QUENN. Die eine lebt in Süßwasser (resp. Brackwasser), die andere im Meer. Zwar stehen sie einander sehr nahe, aber wir können die Unterschiede in aller Kürze so zusammenfassen:

*Pl. nasuta* STEIN.

Das preorale Feld grösser, etwa ein Drittel der Körperlänge. Die Peristomrinne nicht so tief und lang. Das quergestreifte Band bildet gegen das Vorderende des Körpers eine grosse Schlinge. Süßwasser und Brackwasser.

*Pl. cucullio* QUENN.

(*Plagiopyla nasuta* var. *marina* GOURR. u. ROES.)

Das preorale Feld kleiner, etwa ein Viertel oder Fünftel der Körperlänge. Die Peristomrinne tiefer, geht über die Längs-Mittellinie der Körpers. Das quergestreifte Band nur schwach gebogen, bildet keine Schlinge nach vorn. Meer (Kattegat, Öresund, Mittelmeer).

---

Was die systematische Stellung der Gattung *Plagiopyla* betrifft, wurde sie von STEIN zusammen mit den Gattungen *Lembadion*, *Pleuronema* und einigen anderen zur Fam. *Cinetochilina* gerechnet. QUENNERSTEDT bemerkte aber, dass seine *Paramacium cucullio* nahe *Colpidium colpoda* EHRBG gestellt werden muss. Auch GOURRET und ROESER betonen die Übereinstimmung zwischen den beiden Gattungen *Colpidium* und *Plagiopyla* und BÜTSCHLI erwähnt diese Gattung in einer Note unter der Gattung *Colpidium*. Die Ähnlichkeit dieser beiden Gattungen ist ohne Zweifel ziemlich auffallend. So ist die Körperform, die Lage des Peristoms und die Anordnung der Körperstreifen im grossen und ganzen dieselbe. Aber auch wichtige Abweichungen, vor allem in dem Bau des Peristoms, sind jedoch vorhanden, indem *Plagiopyla* peristomale und endorale Membranen ganz entbehrt. In dieser Hinsicht kommt sie, wie LEVANDER gezeigt, der Gattung *Conchophthirus* nahe, die nach der eingehenden Untersuchung von SCHUBERG<sup>1</sup> zu den aspirotrichen und nicht, wie früher angenommen wurde, zu den heterotrichen Infusorien gehört.

Die Entscheidung dieser Frage, ob *Plagiopyla* mit *Colpidium* oder mit *Conchophthirus* näher verwandt ist, hängt, wie mir scheint, davon ab, ob man beim Beurteilen der Verwandtschaften zwischen Infusorienformen überhaupt auf das

---

<sup>1</sup> Nr. 17, S. 84.

Übereinstimmen in Körperform, Anordnung der Körperstreifen u. s. w. oder auf den Bau des Peristoms das Hauptgewicht legt, das heisst im vorliegenden Falle, ob das Fehlen peristomaler und endoraler Membranen bei *Plagiopyla* hinreicht, um sie in die Nähe von *Conchophthirus*, also in die Fam. *Isotrichina* zu stellen, trotzdem sie in vielen anderen Hinsichten eine auffallende Ähnlichkeit mit *Colpidium*, also mit der Fam. *Chilifera*, zeigt.

Zwar kann die Verwandtschaft mit *Conchophthirus*, ob überhaupt vorhanden, keine besonders nahe sein, dafür sind die Abweichungen zwischen den beiden Gattungen allzu gross, aber da das Vorkommen oder Fehlen peristomaler Membranen im jetzigen von BÜTSCHLI aufgestellten System eine wichtige Rolle spielt, finde ich es am zweckmässigsten *Plagiopyla*, wie BLOCHMANN<sup>1</sup> schon getan hat, in die Nähe der Gattung *Conchophthirus* in die Fam. *Isotrichina* zu stellen ohne damit haben sagen zu wollen, dass dieses eine phylogenetisch richtige Stellung ist.

---

<sup>1</sup> Nr 20, S. 104.

## Literaturverzeichnis.

1. MÜLLER, O. F.: Animalcula infusoria etc. Havniæ 1786.
  2. CLAPARÈDE et LACHMANN: Etud. sur les Infus. et les Rhizop. Genève et Bale 1858.
  3. STEIN: Die Einteilung der holotr. Infusionstiere etc. Sitz.-ber. d. böhm. Ges. d. Wissensch. Prag 1860.
  4. COHN: Neue Infusor. im Seewasseraquarium. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 16, 1866.
  5. QUENNERSTEDT: Bidrag till Sveriges infusoriefauna II. Lunds univ:s årsskr. Bd. 4, 1867.
  6. —: — — III. Ibid. Bd. 6, 1869.
  7. KENT: A Manual of the Infusoria. Bd. 2 with Atlas. London 1880—82.
  8. MAUPAS: Contributions à l'étude morpholog. et anatom. des Infusoires ciliés. Arch. d. Zoolog. expér. et génér. 2 Sér. T. 1, 1883.
  9. ENTZ: Über die Infusorien des Golfes von Neapel. Mitt. d. zoolog. Station Neapel. Bd. 5, 1884.
  10. GRUBER: Die Protozoen des Hafens von Genua. Nov. Acta Acad. C. L. C. G. Cur. Bd. 46, 1884.
  11. REES: Protozoaires de l'Escaute d'Est. Tijdschr. der nederl. Dierkund Vereen. Suppl., Deel 1, Aflev. 2, 1884.
  12. FABRE-DOMERGUE: Note sur les Infusoires de la Baie de Concarneau. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. 1885.
  13. PEREJASLAWZEW: Protozoen des schwarzen Meeres. Abh. d. Naturwiss. Naturf. Ges. Odessa. Bd. 10, 1885.
  14. GOURRET et ROESER: Les Protozoir. du Vieux-Port de Marseille. Arch. de Zoolog. expér. et génér., 2 Sér., T. 4, 1886.
  15. BÜTSCHLI: Bronn's Klassen und Ordnung. Bd. I. 2. Leipzig 1887—89.
  16. MOEBIUS: Bruchstücke einer Infusorienfauna der Kieler-Bucht. Arch. f. Naturgesch. Bd. 54, 1—2, 1888.
  17. SCHUBERG: Die Gattung Conchophthirus Stein. Arbeit. aus den zool.-zootom. Instit. Würzburg. Bd. 9, 1889.
  18. SCHEWIAKOFF: Über die geog. Verbreitung der Süßwasserprotozoen. Mém. Akad. imp. sc. Petersburg, Bd. 41, 1893.
  19. LEVANDER: Beiträge zur Kenntnis einiger Ciliaten. Helsingfors 1894.
  20. BLOCHMANN: Die mikroskop. Tierwelt des Süßwassers, I. Hamburg 1895.
  21. ROUX: Observat. sur quelques infusoires ciliés des environs de Genève. Dissert. Genève 1899.
  22. CALKINS: Marine Protozoa from Woods Hole. Bull. of the U. S. Fish Commission, Washington 1902.
  23. HAMBURGER und BUDDENBROCK: Nordisches Plankton, XIII. Nordische Ciliate. Kiel und Leipzig 1911.
  24. SAHRHAGE: Über Bodenprotozoen der Kieler Bucht. Inaugural-Dissert. Hamburg 1915.
-

## Tafelerklärung.

Die mikroskop. Zeichnungen sind an einem Zeiss-Mikroskop ausgeführt.

### Buchstabsbezeichnungen:

B = Quergestreiftes Band.  
ä = Äusserer Peristommembran.  
i = Innere  
kv = Kontrakt. Vacuol.  
MN = Makronucleus.  
mN = Mikronucleus.  
v = Nahrungsvakuol.

- Fig. 1. *Lembus sarcophagus* von der Bauchseite gesehen. Nach dem Leben gezeichnet. Wasserim. + Comp.-Ocul. Nr. 4. Tubusl. 160.
- Fig. 2. In Sublimateisessig fix. Zeichenapparat. Homog. Immers. 2 mm. + Comp.-Ocul. Nr. 4. Tubusl. 160.
- Fig. 3. Mikrotomschnitt. Fix. in Sublimateisessig. Gefärbt mit Eisenalaunhämotox. Zeichenapparat. Homog. Immers. 2 mm. + Comp.-Ocul. Nr. 4. Tubusl. 160.
- Fig. 4. *Lembus elongatus* von der Bauchseite gesehen. Nach dem Leben gezeichnet. Wasserimmers. + Comp.-Ocul. Nr. 4. Tubusl. 160.
- Fig. 5. Mikrotomschnitt. Fix. in Sublimateisessig. Gefärbt mit Eisenalaunhämotox. Zeichenapparat. Homog.-Immers. 2 mm. + Comp.-Ocul. Nr. 4. Tubusl. 160.
- Fig. 6. Teilungsstadium. Nach dem Leben gezeichnet. Wasserimmers. + Comp.-Ocul. Nr. 4. Tubusl. ± 0.
- Fig. 7. *Plagiopyla cucullio* von der rechten Seite gesehen. Von Leben gezeichnet. Homog. Immers. 2 mm. + Comp.-Ocul. Nr. 4. Tubusl. 160.
-



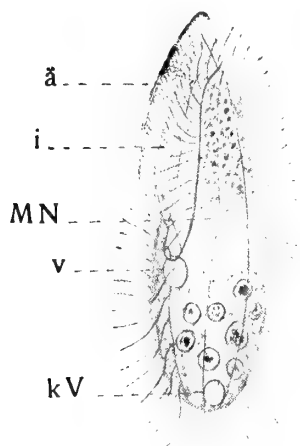


Fig. 1.

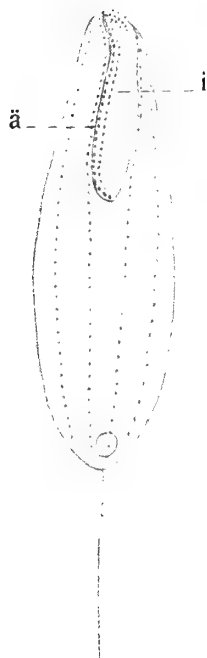


Fig. 2.

H. W. del.

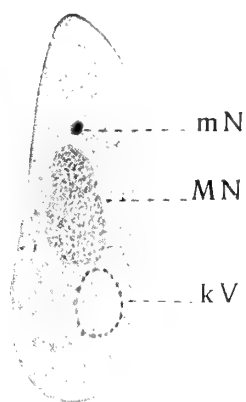


Fig. 3.

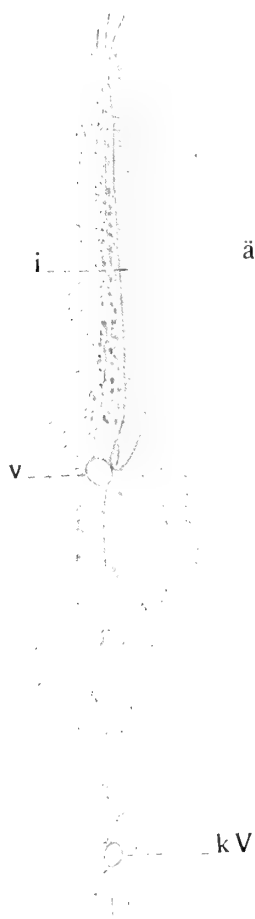


Fig. 4.



Fig. 6.

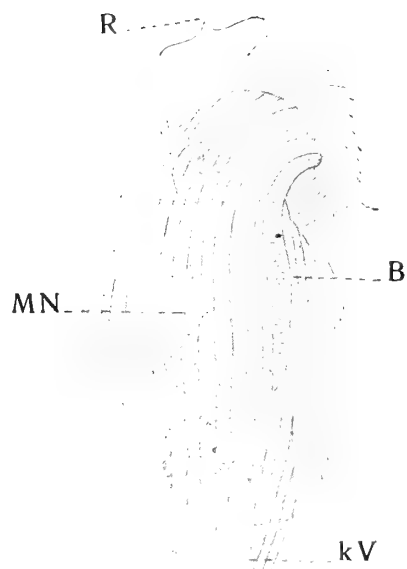


Fig. 7.



Fig. 5.





ÜBER  
DIE NATÜRLICHE NAHRUNG DES LIMNISCHEN  
ZOOPLANKTONS

EIN BEITRAG ZUR KENNTNIS DES STOFFHAUSHALTS IM SÜSSWASSER

VON

EINAR NAUMANN

---

MIT 5 FIGUREN IM TEXTE



LUND

C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG

OTTO HARRASSOWITZ

Der K. Physiographischen Gesellschaft am 13. Februar 1918 vorgelegt.

LUND 1918  
HÅKAN OHLSSONS BUCHDRUCKERI

## Einleitung.

Die Frage nach der Ernährungsweise des tierischen Planktons des Süßwassers war im Anfang der limnologischen Forschung nur so ziemlich beiläufig behandelt, ist aber in den letzteren Jahren mehrmals in verschiedener Richtung einer ziemlich ausführlichen Erörterung unterzogen. Sie beginnt doch eigentlich erst mit dem Hervortreten der neuen ernährungsphysiologischen Theorie von PÜTTER, die bekanntlich einen lebhaften Streit über den Stoffhaushalt der Gewässer überhaupt veranlasste. Sie hat sich allerdings besonders auf dem Gebiet der Ozeanographie näher entwickelt, wobei die Lehre von dem Stoffhaushalt der Hochsee besonders von LOHMANN und PÜTTER nach entgegengesetzten Gesichtspunkten weiter ausgebaut worden ist. Auch von Seiten der Limnologie ist aber diese bedeutungsvolle Frage in den letzten Jahren etwas weiter geführt. Von den durch PÜTTER's Hervortreten ermöglichten neuen Gesichtspunkten der Ernährungsphysiologie bzw. der von LOHMANN neugestalteten Methodik der Planktonforschung angeregt sind so eine Reihe Spezialuntersuchungen über das Verhältnis zwischen Produzenten und Konsumenten im Süßwasser entstanden, die unsere Kenntnis über die Ernährungsweise des tierischen Planktons des Süßwassers beträchtlich vertieft haben.

Dank diesen Untersuchungen der letzteren Jahre verfügen wir jetzt über eine Reihe spezieller Kenntnisse über die natürliche Nahrung des Zooplanktons unter verschiedenen Bedingungen. Es sind auch einige prinzipiell bedeutungsvolle Grundfragen über die Abhängigkeit zwischen Zoo- und Phytoplankton hierdurch näher aufgeklärt worden. Andere und ebenfalls auch sehr wichtige Fragen — wie z. B. betreffs der ernährungsbiologischen Bedeutung des staubfeinen Detritus — harren indessen noch durchaus auf ihre Lösung. Es fehlt auch noch jeder Versuch einer übersichtlichen Orientierung über die Ernährungstypen des Zooplanktons, wie sie sich wahrscheinlich in verschiedener Weise in den verschiedenen ökologisch aufzustellenden Gewässertypen des Limnobions entwickelt haben.

In dem folgenden werden wir es versuchen, nach einer einführenden Klarstellung der Bedeutung von Algen bzw. von Detritus als Nahrungsquelle für das Zooplankton, die Konturen einer derartigen allgemeinen Darstellung von der Hauptsache nach rein ökologischen Gesichtspunkten zu geben. Sie wird in erster Hand auf neue Untersuchungen über die Nahrungsbiologie des Entomostraceen-Planktons begrün-

det, teils weil das ernährungsbiologische Problem desselben schon stets in dem Vorgrund aller Diskussionen über den Stoffhaushalt der Gewässer überhaupt gestanden hat, teils auch deshalb, weil es sich ja vor allem hier auch um Fragen einer tief einschneidender Bedeutung für die Praxis der gesamten Fischereiwirtschaft des Süßwassers handelt. Im Vergleich mit den Entomostraceen spielen übrigens auch die anderen Teilnehmer des Zooplanktons überhaupt eine ganz geringfügige Rolle. In den Fragen der Ernährungsweise dürften übrigens die Rotiferen — bekanntlich im Süßwasserplankton ausser den Entomostraceen die einzige Gruppe von irgend einer Bedeutung — prinzipiell mit den Kleinkrebsen übereinstimmen. Es sei aber ausdrücklich betont, dass wenn in dem folgenden kurz von Zooplankton gesprochen wird, so ist dabei stets eben den bedeutungsvollsten Teil desselben — die Entomostraceen — in erster Hand gemeint.

Eine der Hauptsache nach rein ökologische Klarstellung der verschiedenen Ernährungstypen des limnischen Zooplanktons bildet somit den Hauptzweck der vorliegenden Darstellung. Auf die diesbezügliche Auseinandersetzung gestützt bezw. von den hierher gehörenden Spezialuntersuchungen ausgehend, werden wir es aber dann auch versuchen, von ökologischen Gesichtspunkten einige Konturen des Stoffhaushalts des Süßwassers überhaupt zu ziehen. In mehreren Hinsichten darf allerdings unsere Darstellung der Hauptsache nach nur als die ersten Konturen eines Forschungsprogrammes gedeutet werden, das wir auch selbst in quantitativer und vor allem experimenteller Richtung hin nach Kräften und Möglichkeiten später ausbauen versuchen werden.

---

## I. Die jetzige Standpunkt der Frage.

Die ersten Mitteilungen über die natürliche Nahrung des tierischen Limnoplanktons gehen in den 60. und 70. Jahren zurück. So schreibt z. B. WEISMANN (1877) betreffs der Daphniden, dass sie sich »ausschliesslich von den im Wasser suspendierten kleinsten Partikelchen nähren«. Unter diesen scheint ihm besonders die feinsten Zerfallprodukte der organischen Substanz — also eben der organische Detritus — von Bedeutung. Für Copepoden liegen ähnliche Mitteilungen vor in der älteren systematisch-morphologischen Literatur.

Etwas näheres über die Nahrung dieser Tiergruppen des Süsswassers wurde indessen erst später erkannt. Erst bei den lebhaften Studien über das Limnoplankton der 90:er Jahre erhob sich nämlich bald auch die Frage, in wie weit die oft in kolossaler Menge vorhandenen Algen als Nahrung von den Entomostraceen ausgenutzt werden. APSTEIN (1892, 1896) und ZACHARIAS (1894, vgl. auch 1907) haben erst diese Frage unter Hinweisen auf durchgeführte Darmuntersuchungen und in dem Sinne beantwortet, dass besonders Diatomeen wie *Melosira* und *Cyclotella* zeitweise von einer grossen nutritionsbiologischen Bedeutung sind. Ähnliches wurde später von zahlreichen Forschern aus verschiedenen Gebieten mitgeteilt. Es handelt sich somit hier gewiss um ganz allgemeingültige Verhältnisse. Von anderen Forschern (s. z. B. BIRGE 1895—1897) ist es auch später nachgewiesen, dass auch mehrere andere Vertreter des Netzplanktons als Nahrung in grösserer oder minderer Ausstreckung in Frage kommen können; so u. a. gewisse Myxophyceen. In den für diese Zeiten charakteristischen Seen-Monographien findet sich eine ganz unübersehbare Fülle derartiger Notizen. Etwas prinzipiell neues bieten sie aber nicht; nur die einfache Bestätigung, dass unter den vorliegenden Verhältnissen diese oder jene Form des Netz-Phytoplanktons mehr oder minder ausgiebig von dem Zooplankton aufgenommen werden kann. Es ist dies im grossen und ganzen das Gesamtergebnis der älteren Linnologie in diesen Fragen: entweder wurde somit die Nahrung von den genannten Algen geliefert — wenn sie aber fehlten, genügte im allgemeinen der Hinweis auf die Möglichkeit einer Detritus-Ernährung des Entomostraceenplanktons. Vergl. die Zusammenstellung STEVENS in seiner Planktonkunde 1910; s. auch LAMPERT 1908. Allerdings fehlte durchaus jede sichere Auffassung über die Möglichkeit einer derartigen Ernährung von Detritus überhaupt — sie wurde nur dann und wann, oft nur ziemlich beiläufig angedeutet, vor allem wenn die Möglichkeit anderer Erklärungsversuche ausgeschlossen erschien.

Erst ungefähr um das Jahr 1910 trat in dieser ganz einfachen Problemstellung eine durchgeführte Umwälzung ein: einerseits die Entdeckung des Nanoplanktons, dank der von LOHMANN eingeführten Technik (s. die Zusammenfassung l. c. 1911 ebenso wie die zusammenfassenden Arbeiten l. c. 1910, 1912), andererseits das Hervortreten der Theorie von PÜTTER (s. l. c. 1909, 1911). Die erstgenannte ermöglichte jetzt — vgl. z. B. RUTTNER 1909 und WOLTERECK 1908 — die Entdeckung ganz beträchtlicher aber bis dahin völlig unbekannt gebliebener Quantitäten eben der allerbesten und wichtigsten pflanzlichen Nahrung, wodurch somit der bekannte Vorrat von Nährpflanzen für das Zooplankton einer ganz beträchtlichen Steigerung unterlag. Nicht desto minder behauptet zu der gleichen Zeit PÜTTER die im Vergleich mit der geformten Nahrung ganz ausschlaggebende Bedeutung der im Wasser gelöst vorhandenen Nährstoffe organischer Art. Nach PÜTTER bietet somit das Wasser überhaupt ein Defizit der geformten Nahrung dar, sowohl in bezug auf Netz- wie Nanoplankton und für dessen Deckung müssen nach PÜTTERS Ansicht ganz andere Quellen — die ungeformten Nährstoffe — in Anspruch genommen werden.

Eine Theorie wie die PÜTTER'sche ist eigentlich nur in experimenteller Weise näher zu prüfen. Das ist auch geschehen, und zwar sind von den Tieren des Süßwasserplanktons hierbei eben die Entomostraceen als Material bevorzugt worden. KNÖRRICH, ein Vorläufer PÜTTERS (1901), und WOLFF (1910) haben hier beide wirklich positive Ergebnisse behauptet; KERB (1910) indessen nur ganz negative. Den Versuchen des erstgenannten Verfassers kann indessen infolge ihres gänzlichen Mangels an wissenschaftlicher Kritik nicht irgend eine Bedeutung zuerkannt werden. Die Methodik WOLFFS ist hingegen gut durchgedacht. Etwas sicheres hat sie aber doch kaum geleistet. — Man vergleiche z. B. die vielseitige, unseres Erachtens der Hauptsache nach ganz zutreffende Kritik von BIEDERMANN 1911; vergl. übrigens auch die Zusammenstellung LIPSCHÜTZ' 1913. — Von den Gesichtspunkten der Limnoplanktologie entbehrt somit die Theorie von PÜTTER noch jede sichere, experimentelle Grundlage. Es gibt aber andererseits eigentlich hier auch nichts reales, was gegen die Möglichkeit derselben spricht. Die ganze Frage ist deshalb u. E. auf dem Gebiet der Limnologie noch als durchaus offen zu betrachten. Wir werden deshalb in dem folgenden dazu nicht irgend einen bestimmten Standpunkt nehmen, um so mehr weil wir unsere eigene Auseinandersetzungen in rein ökologischer Weise begründen, dabei vor allem den in verschiedenen Gewässern disponiblen Quellen an geformter Nahrung eine eingehende Erörterung widmend. Es ist indessen einleuchtend, dass sich auch hieraus einige Gesichtspunkte zum Beurteilen dieser Theorie ergeben müssen, die wahrscheinlich auch bei einer verneuten experimentellen Durchprüfung derselben von Wert werden können. Teils aus diesen Gründen, teils aber auch deshalb, weil die Diskussion der PÜTTER'schen Theorie stets in dem Vordergrund aller ernährungsbiologischen Untersuchungen betreffs Wassertiere in den letzteren Jahren gestanden hat, müssen wir hie und da unsere Ausführungen hieran anknüpfen.

Ogleich, wie schon oben hervorgehoben, eine Theorie wie die von PÜTTER dargestellte eigentlich nur rein experimentellen Prüfungen zugänglich ist, hat doch

die Kritik nicht desto weniger diesen einzig und allein als richtig zu bezeichnenden Weg fast durchaus gemieden und vielmehr die Entscheidung auf dem Gebiet der quantitativen Planktonforschung gesucht. Man ist dabei von den Gesichtspunkten ausgegangen, dass wenn das Gesamtplankton unter Anwendung von Netz und Zentrifugproben genau quantitativ ermittelt werden kann, so muss es sich auch zeigen, ob die Tiere von der Gesamtflora — also die Produzenten von den Konsumenten — abhängen oder nicht. Zeigt sich statistisch eine enge Abhängigkeit, so wird hieraus eben auf die Bedeutung der geformten Nahrung geschlossen. Nach diesem Schema sind auch während der letzten Jahre mehrere Untersuchungen durchgeführt worden; und zwar von DIEFFENBACH und SACHSE 1912, COLDITZ 1914 und LANTZSCH 1914, ebenso wie von SCHÄDEL 1916. Sie zeigen alle — und zwar mit einwandfreier Präzision — eine ganz eng durchgeführte Abhängigkeit der Konsumenten von den Produzenten in ihrem verschiedenartigen Auftreten, gleich wie es auch durch Darmuntersuchungen festgestellt wird, dass die verschiedensten Algenformen des Netz- und Zentrifugplanktons von den Tieren tatsächlich aufgenommen werden. Es scheint dies jedenfalls beim ersten Ansehen ohne weiteres direkt gegen die Anschauungen PÜTTER's über den Stoffhaushalt des Süßwassers, aber ebenso klar für die ausschlaggebende Bedeutung der geformten Nahrung in Gestalt von den lebenden Pflanzen, besonders denen des Nanoplanktons, zu sprechen. Derartige Untersuchungen werden im allgemeinen auch ohne weiteres als für die PÜTTER'sche Theorie ausschlaggebende Gegenbeweise angeführt; vergl. ausser den eben angeführten Spezialarbeiten auch die Zusammenstellungen LOHMANN's 1912, LIPSCHÜTZ' 1913, 1914. Beim ersten Ansehen scheint dies allerdings sehr berechtigt. Das Ergebnis der angeführten Untersuchungen dürfte aber — wie wir später auf Grund neuerer Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme der Cladoceren sehen werden — in der Tat in ganz anderartiger Weise als dies bis jetzt vorgenommen war auseinandergesetzt werden. Sie sind deshalb u. E. für das richtige Beurteilen der PÜTTER'schen Frage eigentlich ohne jede ausschlaggebende Bedeutung, haben aber sonst für die Kenntnis des Stoffhaushaltes des Süßwassers selbstverständlich eine sehr grosse Bedeutung.

Auf dem Gebiet der Ozeanographie ist die Frage nach der Ernährungsbiologie des Zooplanktons in den letzten Jahren besonders von LOHMANN (vgl. l. c. 1910, 1912) — und zwar unter stetiger Kritik gegen PÜTTER — näher behandelt worden. Nach der Ansicht LOHMANN's existiert überhaupt nicht das von PÜTTER besprochene Defizit an geformter Nahrung. Die Produktion an Gesamtphytoplankton scheint nach LOHMANN im allgemeinen die Konsumtion von Seiten des Zooplanktons zu decken. Sollte man doch nach anderen Nahrungsquellen Umschau halten, so ist aber nach LOHMANN der Hinweis auf eine ungeformte Nahrung im Sinne von PÜTTER ganz überflüssig. Ausser dem Gesamtphytoplankton gibt es nämlich noch eine andere Quelle der geformten Nahrung: der überall im Wasser vorhandene staubfeine Detritus organogener Art — eine Realität, deren nutritionsbiologische Bedeutung in der Planktologie früher kaum hinreichend gewürdigt war. Auch CRONHEIM (1909) weist auf die Bedeutung desselben hin. Allerdings ist die Rolle des feinen Detritus für

den Stoffhaushalt des Wassers noch nicht weder auf dem Gebiet der Ozeanographie noch dem der Limnologie etwas näher untersucht worden, und wir können nur PÜTTER beistimmen, wenn er in seiner Arbeit l. c. 1909 die unklare Auffassung LOHMANN'S über den Begriff des Detritus hervorhebt.

Nach dem oben gesagten, dürften wir das jetzige Wissen betreffs der Ernährungsbiologie des limnischen Zooplanktons folgendermassen kurz zusammenfassen können: Es ist durch eine beträchtliche Menge von Einzeluntersuchungen erwiesen, dass eine grosse Anzahl von Algen wirklich bei der Nahrungsaufnahme von den Entomostraceen aufgenommen werden. Allerdings wurde die durch das pflanzliche Netzplankton — und zwar besonders von den Diatomeen — vertretene Nahrungsquelle zuerst entdeckt, dürfte aber im Vergleich mit dem Phytonanoplankton jedenfalls im Süsswasser doch im allgemeinen nur eine kleinere Rolle spielen. In deren jahreszeitlichem Auftreten sind dann auch die Konsumenten von den Produzenten in den bis jetzt untersuchten planktonreicheren Gewässern von einander scharf abhängig, wodurch somit ein allerdings noch unklarer Zusammenhang dieser beiden Realitäten erwiesen ist. Die grundlegende Bedeutung der Algen im Stoffhaushalt des Süsswassers liegt somit unter gewissen Umständen ganz klar. Von der nutritionsbiologischen Bedeutung des Detritus ist aber noch fast nichts bekannt. Was endlich die dritte Nahrungsquelle — à la PÜTTER — betrifft, so entbehrt sie noch — sei es in positiver oder in negativer Richtung — der hier ausschlaggebenden experimentellen Grundlage und kann demnach z. Z. nur als eine ganz offene Frage angeführt werden.

Diese Voraussetzungen sind selbstverständlich nicht als hinreichend zu betrachten, um darauf eine allgemeine Übersicht über die Ernährungsbiologie des Zooplanktons in den ökologisch verschiedenen Gewässertypen zu begründen. Vor allem macht sich hierbei die gewaltige Unklarheit über die etwaige Bedeutung des staubfeinen Detritus organischer Herkunft sehr störend. Es ist dies ökologisch um so schlimmer, als tatsächlich dieser feine Detritus für gewisse Typen der phytoplanktonarmen Gewässer — z. B. der weit verbreiteten Humusgewässer — von einer gerade charakterisierenden Bedeutung ist und wo man deshalb ohne nähere Kenntnisse über die etwaige Bedeutung von dem Detritus als Nährquelle beim ersten Ansehen vielleicht die Gangbarkeit der PÜTTER'schen Theorie schon aus ökologischen Gesichtspunkten gern als das wahrscheinlichste bezeichnen möchte. Es fehlt uns aber eben hier die wichtige Kenntnis der Nahrungsquellen in Anbetracht der geformten Nahrung. Um deshalb eine allgemeine Orientierung über die vorliegende Frage nach früher angedeuteten Voraussetzungen zu ermöglichen, müssen wir vor allem in erster Hand gerade dem Problem des feineren Detritus im Stoffhaushalt der Gewässer eine eingehende Erörterung unterwerfen. Um auf diesem Gebiet Klarheit zu gewinnen, war es in Anbetracht des gänzlichen Fehlens älterer, hierauf eingerichteter Studien somit erforderlich, eine Reihe neuer Untersuchungen über die Nahrungsverhältnisse des Entomostraceenplanktons vorzunehmen. Über die Ergebnisse derselben wird in den folgenden Abschnitten berichtet.



## II. Die Methode der Nahrungsuntersuchung.

Zwei Wege sind bei der Untersuchung über die natürliche Nahrung des Entomostraceenplanktons gangbar: entweder wird die Frage nur auf Grund im Laboratorium durchgeführter Versuche weiter geführt, oder auch kombiniert man die planktologischen Erfahrungen von natürlichen Gewässern mit möglichst genauen Darmuntersuchungen an lebendem oder konserviertem Material. Für mein Teil möchte ich diese zweite Methode als die eigentlich grundlegende bezeichnen; denn nur sie führt zu einer sicheren Auffassung über die in der freien Natur vorfindlichen Verhältnisse, während der einseitige Laboratoriumversuch gern etwas zu weit davon führen kann und somit jedenfalls als Grundlage für eine ökologische Übersicht — wie die von uns geplante — als weniger geeignet erscheinen muss. Es braucht wohl aber kaum besonders hervorgehoben werden, dass selbstverständlich eben nur die Kombination dieser beiden Arbeitsarten das beste leisten kann.

Es erhebt sich aber nun eine Frage ganz grundlegender Bedeutung: Ist es wirklich möglich, die natürliche Nahrung des Entomostraceenplanktons mit erforderlicher Präzision in erster Hand eben auf eine Analyse des Darminhalts zu begründen? Kann diese Frage der Hauptsache nach bejaht werden, dann ist auch eine sichere Grundlage für Studien nach der oben als die grundlegende bezeichnete Arbeitsart geschaffen; wenn aber so nicht der Fall ist, dann muss leider auch die ganze Untersuchung in den engen Rahmen des Laboratoriums eingezogen werden. Es liegt an der Hand, dass in beiden Fällen die Untersuchung stets mit einem näheren Studium über die im Wasser vorhandenen Schwebekörper kombiniert werden muss.

Die oben gestellte Frage ist in der Tat schon mehrmals in der Literatur diskutiert. Wir werden bald die diesbezüglichen Mitteilungen etwas näher berücksichtigen. Um aber dabei, ebenso wie bei der folgenden Darstellung unserer eigenen Untersuchungen, einen sicheren Ausgangspunkt zu gewinnen, ist es uns am zweckmässigsten erschienen, hierbei in erster Hand nur eine wohlbekannte Tierform zu berücksichtigen. Als eine solche haben wir den wohlbekannten Cladocerentypus, wie er z. B. von *Daphnia*, *Hyalodaphnia* oder *Bosmina* vertreten wird, gewählt. Es gewährt dieser Typus den Vorzug eines einfachen, wohl bekannten anatomischen Aufbaus. Vergleiche die hierher gehörige Literatur von LEYDIG 1860, CLAUS 1874, WEISMANN 1877 usw. Es wird somit hier eine nähere Darmuntersuchung in einfachster Weise

gestattet. Dazu ist ja der Typus im Plankton der verschiedenartigsten Wassersammlungen überall und so allgemein verbreitet, dass wir uns hierdurch gewiss für den Vorwurf der Wahl etwas allzu spezielles gesichert haben.

Die Nahrungsaufnahme der Daphniden schildert sehr anschaulich BIEDERMANN (1911) auf Grund älterer und neuerer Untersuchungen — vor allem der von WOLTERECK 1908 — mit folgenden Worten: Die Nahrungskörper »werden durch Bewegungen der Beinanhänge hereingestrudelt und schliesslich zu einem Bissen geformt, der dann durch peristaltische Bewegungen des Oesophagus rasch in den Mitteldarm befördert wird. Indem sich das Mundende der Speiseröhre zunächst erweitert, werden die Nahrungspartikel angezogen und durch die sich anschliessende Kontraktion nach hinten geschoben. Mittels der reusenartigen Fortsätze ihrer beständig auf und ab bewegten Gliedmassen vermögen die Daphniden grosse Wassermengen durchzuseihen. Der Rückstand wird dabei stetig vor die Mandibeln geschafft und von diesen zu einem Brei zermahlen, der dann verschluckt wird».

Nach dieser Darstellung zerfällt also die Nahrungsaufnahme der Daphniden in zwei Momente, nämlich:

- a) Das Abfiltrieren der Schwebekörper vom Wasser,
- b) Das Filtrat wird vor den Mandibeln (als Bissen?) geschafft und dort breitartig zermahlen.

Es ist hieraus ohne weiteres ersichtlich, dass wenn sich die Nahrungsaufnahme der Daphniden wirklich immer in dieser Weise überhaupt abspielte, so wäre es im grossen und ganzen ganz und gar unmöglich, aus der Struktur des Darminhalts die nähere Art und Beschaffenheit der aufgenommenen Nahrung zu bestimmen. Schon die zahlreichen Befunde der verschiedensten Algen — und zwar nicht nur resistente, schalentragende Formen, wie z. B. Diatomeen usw., sondern auch eine ganze Reihe zarterer Algen — im Darminhalt der Daphniden scheinen aber darauf hinzudeuten, dass die angeführte Darstellung nicht als überhaupt ganz korrekt bezeichnet werden kann. Allerdings ist noch die Möglichkeit vorhanden, dass ein intensives Zermahlen der Nahrung als Regel zu bezeichnen ist, ein unversehrtes Passieren aber eben nur eine Ausnahme.

Klarheit herrscht allerdings gar nicht in dieser bedeutungsvollen, ja für uns gerade als grundlegend zu bezeichnenden Frage. Sie brauchte deshalb eine verneute experimentelle Prüfung. Um somit einige sichere Haltepunkte für die Diskussion zu ermöglichen, habe ich eine grosse Reihe Fütterungsversuche in meinem Laboratorium zu Aneboda angestellt. Als Material arbeitete ich hier mit den verschiedensten einzelligen Grünalgen, wie *Chlorella*, *Raphidium* und *Scenedesmus* eben so wie einige sehr kleine und zarte kugelförmige Grünalgen, die allerdings auf dem jetzigen Standpunkt der Algologie leider nicht zu bestimmen sind. Die Algen wurden in Rohkulturen längere Zeit (Wochen hindurch) Daphnien, Bosminen und anderen Cladoceren dargeboten. Zahlreiche Darmuntersuchungen lieferten hierbei ein Bild, das sich der oben angeführten Darstellung so durchaus entgegengesetzt, wie es dies überhaupt möglich ist, zeigte. Es ergab sich nämlich, dass die betreffen-

den Algen überhaupt mit Rücksicht auf ihre Form und Farbe ganz und gar unversehrt im Darminhalt — die ganze Stücke von Oesophagus bis zu Anus — nachzuweisen waren. Allerdings fand sich auch eine ganz unbedeutliche Menge eines granulierten »Detritus«, der sehr wohl von zerkauten Algen herrühren könnte. Beim Zentrifugieren der Kulturflüssigkeit (eines von den betreffenden Algen schwach vegetationsgefärbten Teichwassers), mit oder ohne darin eingesetzten Daphnien, fand ich denselben Detritus schon darin reichlich vertreten. Wahrscheinlich handelt es sich hier nur um in Auflösung befindliche, abgestorbene Algenzellen, welche in dieser Form aufgenommen waren. — Um dieser allgemeinen Darstellung einige spezielle Belege beizufügen, sei folgendes als Beispiel meiner Arbeitsprotokollen bei *Aneboda* mitgeteilt.

1917. 24. Juni. *Daphnia longispina* aus dem Teich Nedre Sagdammen, seit einige Zeit in einer Glasschale mit durch verschiedene kleinere Grünalgen [hauptsächlich *Chlorella*] ins grün vegetationsgefärbten Wasser gehalten. — Es wurde eine grössere Anzahl der Daphnien auf dem Darminhalt geprüft. Es zeigte sich dabei folgendes: Darm mit Chlorellen ganz voll gepackt, dazwischen eine graue Grundmasse. Indessen keine Spur einer sichtbaren Digestion mit Rücksicht auf die Grünalgen zu entdecken. Sie zeigen sich vielmehr von Oesophagus bis zu Rectum zu Form und Farbe durchaus intakt.

1917. 24. Juni. Versuchsanordnung wie im vorigen Fall; nur war das Kulturwasser hier in erster Hand von einer *Raphidium-Scenedesmus*-Formation charakterisiert. Untersucht: *Daphnia longispina* und *Scapholeberis mucronata*. — Grünalgen ohne irgend eine sichtbare Digestion; zwischen den intakten Zellen indessen wie gewöhnlich eine graue Grundmasse. — Kiemenkorb stets mit einem reichlichen Filtrat, die genannten Formen nebst der grauen Grundmasse enthaltend.

1917. 9. Juli. Untersuchung der Darmstruktur bei *Bosminen* einer Kultur mit *Tetracoccus*. — Wie gewöhnlich im Darminhalt ganz intakt nachzuweisen.

1917. 11. August. Untersuchung der Darmstruktur einiger *Daphnia longispina*, seit längerer Zeit im Wasser mit verschiedenen einzelligen Grünalgen, wie *Chlorella*, *Raphidium*, *Scenedesmus*, *Selenastrum*, ebenso wie einige noch kleinere, überhaupt unbestimmbare Formen gehalten. — Ergebnis der Darmuntersuchung: Wiederum keine sichtbare Digestion. Die graue Grundmasse ist *ebenso reichlich im Filtrat ante os* wie im Darminhalt vorhanden.

1917. 16. August. Untersuchung der Darmstruktur einiger Individuen von *Scapholeberis mucronata*, seit einigen Wochen in einem reich *Raphidium-Scenedesmus*-haltiges Wasser gehalten. — Ergebnis: wie im vorigen Fall.

Die angeführten Beispiele magen genügen. So lange man mit den gewöhnlichen Grünalgen, welche eine noch so zarte Membrane [und zwar hauptsächlich aus Zellulose bestehend] arbeitet, kehrt immer dasselbe Ergebnis wieder: die Algen sind der Hauptsache nach im Darminhalt sichtbarlich völlig intakt nachzuweisen.

Wie ersichtlich spricht hier alles in der von uns oben dargestellten Richtung, d. h. durchaus gerade der Gegensatz zu der gangbaren Auffassung über die Ernährungsverhältnisse der Cladoceren. Unsere diesbezügl. Erfahrungen können deshalb

folgendermassen zusammengefasst werden: Die Nahrungsaufnahme der Daphniden ist zwar infolge ihres anatomischen Aufbaues durch eine sehr leistungsfähige Filtrationstechnik gekennzeichnet. Eine nennenswerte Kauung können sie aber nicht ausüben, weshalb es ihnen auch erforderlich ist, das Filtrat ungefähr in erbeutetem Zustand in den Darm durch den Oesophagus zu injizieren.

Was weiter die feinere Struktur des Filtrats anbetrifft, so repräsentiert es, nach unseren Erfahrungen zu beurteilen, eben eine Kombination aus überhaupt allen im Wasser vorhandenen Schwebekörpern von einer Grösse, die jedenfalls von der unteren Grenze des ohne weiteres mikroskopisch sichtbaren — bekanntlich über  $0.1\ \mu$  — bis zu der im allgemeinen auf 10 bis 20  $\mu$  zu setzenden Darmkapazität des limnischen Zooplanktons liegt. Zwischen diesen Grenzen wird alles aufgenommen ohne Wahl, ob lebend oder tot, organisches oder sogar anorganisches — alles wird abfiltriert und in einer den Verhältnissen im freien Wasser entsprechenden Kombination in den Darm injiziert. Es ist somit, kurz gesagt, zwischen den angegebenen Grenzen eben das Gesamtseston des Wassers [über den Begriff Seston s. R. KOLKWITZ 1912], das von den Cladoceren abfiltriert wird. Aus dem Vorhandensein verschiedener Schwebekörper im Darminhalt der genannten Tiere kann somit unter allen Umständen nicht ohne weiteres auf ihre Verwertbarkeit als Nahrung geschlossen werden. — Als experimentelle Belege mag hierzu aus meinen verschiedenartigen Fütterungsversuchen beispielerweise folgendes angeführt werden.

1916. 11. August. Es wurden vor einigen Tagen (am 5. August) die folgenden Versuche eingeleitet: Drei Glasschalen wurden mit einem an Grünalgen, wie *Chlorella*, *Raphidium* u. s. w. reichen Wasser gefüllt und sodann mit bezw. Karmin, Stärke und pulverisiertes Seenerz beschickt. Einpflanzen von verschiedenen Cladoceren, hauptsächlich *Daphnia longispina*. Das Wasser wurde dann und wann vorsichtig umgerührt. — Beim Untersuchen des Darminhalts zeigt sich dieses Tages folgendes:

a) Kultur mit Karmin. Darminhalt ganz rot. Alles von Karmin verdeckt. So auch das *Filtrat ante os* im Kiemenkorb.

b) Kultur mit Stärke. Darminhalt von den Grünalgen dominiert. Dazwischen etwas Stärke, niemals korrodiert, woraus sich eine jedenfalls sehr geringe Auflösungsfähigkeit der Darmsekrete in dieser Richtung ergibt. — Der geringe Gehalt an Stärke muss davon abhängen, dass die Körner hier leicht zum Boden sinken und somit für die der Hauptsache nach im Wasser filtrierenden Cladoceren nicht zugänglich werden.

c) Kultur mit pulv. Seerz. Darminhalt schwarzbraun. Alles im Darm von den feinen rotbraunen Granulationen verdeckt. So auch im Kiemenkorb, wo sich aber auch die Seerzpartikelchen mit Grünalgen gemischt zeigen.

1916. Den 13. August. Untersuchung derselben Versuchsreihe. Ergebnis wie früher. — Den 15. August. Ebenso. Schlussfolgerung somit: dass überhaupt alles was sich im Wasser suspendiert findet auch als Filtrat ante os konzentriert wird, um von dort ab in diesem Zustand dem Darm injiziert zu werden. Um ein Wahlvermögen kann man somit jedenfalls für die *Daphnia longispina* gar nicht sprechen. — *Bosminen* verhalten sich nach anderen Versuchsreihen ebenso. — So auch *Scapholeberis mucronata*.

Es ist somit nunmehr eine Tatsache, dass die Cladoceren das eigentlich gänzlich wahllos erhaltene — nur von Grössenverhältnissen geregelte — Filtrat in seinem der Hauptsache nach ursprünglichen Zustand in den Darm injizieren. Es ist auch erwiesen, dass nicht einmahl sehr zarte Grünalgen im Darminhalt sichtbar angegriffen werden. Woraus besteht aber unter diesen Verhältnissen die im Darm oft ganz dominierende, formlose Grundmasse? Kann sie ohne weiteres als Detritus erklärt werden? Es ist dies selbstverständlich eine für unsere Aufgaben sehr bedeutungsvolle Frage, welche deshalb auch eine eingehende Auseinandersetzung erfordert.

Es ist schon oben ausgeführt, dass gewiss stets ein gewisser Teil der Nahrung unter den Mandibeln zermahlen wird. Es ergibt sich hieraus eine Struktur, die morphologisch zu beurtheilen selbstverständlich oft genug von dem wirklichen Detritus nicht ohne weiteres ausgehalten werden kann. Allerdings kann dies für den gesamten Darminhalt nur eine ziemlich geringfügige Rolle spielen. Da es nun weiter bekannt ist, dass nicht einmal die hauptsächlich aus Zellulose bestehende Membran der zartesten Grünalgen im Darm aufgelöst werden kann, so dürfte es daraus ohne weiteres geschlossen werden können, dass es überhaupt nichts von Algen gibt, was wirklich im Darm kollabieren kann. Irgend eine Verwechslungsmöglichkeiten mit dem wirklichen Detritus liegen somit hier nicht vor. Anders verhält es sich aber mit den allerzartesten Mitgliedern der Phytoplanktonformation — mit den nicht schalentragenden Flagellaten, wie z. B. den Gattungen *Chromulina*, *Cryptomonas*, *Euglena* u. a. Wirkliche Membranbildungen fehlen ja nämlich hier durchaus und nur eine zarte Protoplasimahülle ist vorhanden. Es muss doch ohne weiteres als wahrscheinlich betrachtet werden, dass jedenfalls derartige Formen im Darminhalt der Cladoceren aufgelöst werden können. Dasselbe dürfte auch für nicht schalentragende Protozoen überhaupt gelten. Die letztgenannten spielen allerdings nur eine ziemlich geringfügige Rolle im Plankton des Süßwassers; die erstgenannten aber eine oft ganz beträchtliche. Ich bin deshalb ihren Verhältnissen als Nahrung der Cladoceren etwas näher nachgegangen, sowohl unter Verwertung in der freien Natur gemachter planktologischer Erfahrungen wie auch später in rein experimenteller Weise unter Anwendung verschiedenartiger im Laboratium durchgeführter Fütterungsversuche. Das Material bestand hauptsächlich aus *Cryptomonas* und verschiedene *Euglenen*; Anordnung wie die S. 12 besprochene. Es hat sich hierbei gezeigt, dass die angeführten Pflanzenformen tatsächlich im Darm der Cladoceren nicht geformt nachgewiesen werden können, sondern dass sie vielmehr darin nach Auflösen der zarten Protoplasimahülle durchaus kollabieren. Es ist dies selbstverständlich eine in mehreren Hinsichten sehr wichtige Tatsache — und zwar selbstverständlich nicht am mindesten für die Möglichkeit einer auf dem Darminhalt begründeten Nahrungsuntersuchung. Bei jeder Auseinandersetzung in den Fragen der Ernährungsbiologie der Cladoceren sind somit die Algen s. str. bzw. die schalentragenden Flagellaten einerseits von den nicht schalentragenden Flagellaten andererseits mit aller Schärfe auseinanderzuhalten.

Die erstgenannten sind überhaupt als resistent zu bezeichnen und können in der Hauptsache wahrscheinlich nur als ein schon *ante os* vorhandener Detritus in Betracht kommen; die letztgenannten hingegen haben sich als sehr leicht kollapsfähig gezeigt und können deshalb, auch wenn geformt aufgenommen, gewiss eine viel grössere ernährungsbiologische Bedeutung darbieten.

Wie aus dem angeführten ersichtlich, ist es somit gar nicht möglich, jeden Organismus der aufgenommenen Nahrung im Darminhalt ohne weiteres als morphologisch intakt nachzuweisen.

Eine beim ersten Ansehen ganz »formlose« Grundmasse des Darminhalts bietet deshalb bei der morphologischen Untersuchung gewisse Schwierigkeiten dar, die indessen in verschiedener Weise beseitigt werden können. Dass allerdings dabei ein Übersehen vereinzelter Individuen möglich ist, lässt sich nicht verneinen. Die wesentlichsten Elemente der Nahrung — und das ist doch für ökologische Aufgaben die Hauptsache — können indessen schon in dieser Weise erkannt werden. Auf Grund unserer jetzt gewonnenen Erfahrungen über die verschiedenartige Resistenz der verschiedenartigen Nährorganismen, kann für die morphologische Nahrungsuntersuchung nunmehr etwa das folgende Schema aufgestellt werden.

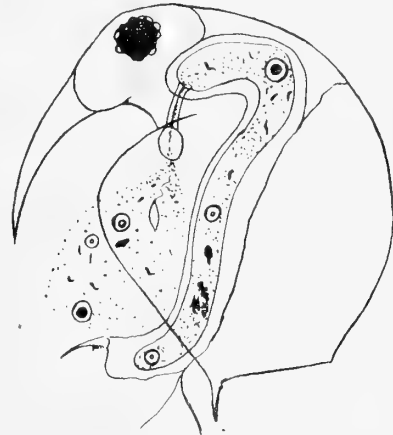
## I. Die Untersuchung des Darminhalts.

A. Feststellung der im Darminhalt vorhandenen, morphologisch intakten Nährorganismen. — Es kann nach dem oben angeführten schon in dieser Weise die Hauptmasse der Chlorophyceen, Diatomeen und Myxophyceen ebenso wie von den Flagellaten die schalentragenden Formen, wie z. B. *Chrysococcus*, *Trachelomonas* u. s. w. nachgewiesen werden.

B. Feststellung der Farbe des Darminhalts. — Vor allem dann von einer einschneidenden Bedeutung, wenn die Prüfung A negativ ausfällt. Dominiert am Anfang des Darmrohrs eine grüne, hinten eine braune Farbe, so kann hieraus auf eine ernährungsbiologisch grundlegende Bedeutung der zarteren Flagellaten geschlossen werden; vergl. weiter unter C. — Dominiert durchaus eine braune Farbe (und zwar mit einem Stich ins rot) — was übrigens nur in Humusgewässern möglich ist — so ist die Hauptnahrung in dem dort massenhaft vorhandenen allochthonen Detritus zu suchen; vergl. Abschnitt IV. — Dominiert durchaus eine graue Farbe — was übrigens nur in kalkreicheren Gewässern, niemals in den Humusgewässern möglich ist — so ist die Hauptnahrung in dem autochthonen Detritus zu suchen; vergl. Abschnitt V. Allerdings entzieht sich unter diesen Voraussetzungen leider jedenfalls die Hauptmasse der Bakterien jeder sicheren Beurteilung — und zwar eben deshalb, weil ihre Körpermasse im grossen und ganzen so ungefähr mit der gekörnten Struktur des staubfeinen Detritus übereinstimmt. Wegen wohlbekannter, quantitativer Verhältnisse können aber die Bakterien irgend eine Rolle als Nahrungsquelle nur in den nährstoffreichsten — d. h. eben auch in den mit Rücksicht auf Plankton bezw. dem davon abzuleitenden, somit autochthonen Detritus, hochproduktiven — Gewässern spielen, wo ihre Produktion auch bisweilen sehr

hoch liegt. Wahrscheinlich verbirgt sich aber hier oft unter der Bezeichnung »staubfeiner Detritus« der morphologischen Untersuchung auch eine gewisse Zahl kleinerer Bakterien; im Vergleich mit dem wirklichen Detritus dürfte sie allerdings nur eine ziemlich geringfügige Bedeutung erreichen können. Was aber die nährstoffarmen Humusgewässer betrifft, so ist der Gehalt an Bakterien hier bekanntlich ein so geringer, dass ihnen ohne weiteres überhaupt jede Bedeutung in genannter Richtung gegen den in Zentrifugaten massenhaft vorhandenen feinsten Detritus zu verkennen ist.

C. Feststellung der im Darminhalt vorhandenen Reste der leicht kollabierenden Nährorganismen. — Vor allem dann von grösster Bedeutung, wenn die Probe A negativ ausfällt und wenn nach der Farbe des Darminhalts zu beurtheilen wirklich die Hauptnahrung in den zarteren Flagellaten zu suchen ist. Die Untersuchung ist hier vor allem auf das Vorhandensein solcher resistenten Elemente wie z. B. Stärke, Paramylon, Hämatochrom u. s. w. einzurichten.



## II. Die Untersuchung des "Filtrats ante os".

Eine derartige Untersuchung ist stets mit der näheren Prüfung des Darminhalts zu kombinieren. Sie gibt nämlich oft dazu sehr gute, in anderer Weise kaum zu erhaltende Auskünfte. Ehe nämlich das Filtrat von den reusenartigen Fortsätzen der Gliedmassen nach den Mandibeln gelangt, sammelt es sich nämlich an der basalen Partie der erstgenannten und wird erst davon weiter nach den Mundwerkzeugen transportiert. In diesem Filtrat befinden sich selbstverständlich die abgesiebten Nährkörper noch in ihrem ursprünglichen Zustand. Wenn man somit immer die Struktur des Darminhalts mit der des Filtrats *ante os* vergleicht und in erforderlichem Falle die erstgenannte mit der letztgenannten korrigiert, so ist es also auf Grund einer derartig komplettierten Darmuntersuchung vollauf möglich, die natürliche Nahrung in Bezug auf deren überhaupt morphologisch nachzuweisenden Komponenten die betreffenden Organismen mit erforderlicher Präzision bestimmen zu können. Vergl. hierzu Fig. 1.

Fig. 1. Schematische Darstellung der Darmstruktur bzw. des Filtrats *ante os* einer *Bosmina* aus den Teichen Anebodas bei einer gemischten Nahrung.

Die Nahrung besteht hauptsächlich aus dem feinen allochthonen (braun-gefärbten) Detritus der Humusgewässer, im Bild als eine feinkörnige Masse mit eingesprengten etwas größeren Stückchen von Humuskörpern wiedergegeben. — Im Filtrat *ante os* bzw. im Darminhalt sind nachzuweisen: einige Algen des Typus *Gloeocystis* (hier wahrscheinlich = Entwicklungsstadien der *Gloeococcus mucosus*), einige schalentragende Flagellaten (*Trachelomonas*). Im Filtrat *ante os*, aber nicht im Darminhalt, ein zarterer Flagellat (*Euglena*).

Auf Grund einer nach dem oben mitgeteilten, mit erforderlicher Kritik durchgeführten Untersuchung, lässt sich somit u. E. die natürliche Nahrung des Cladocerenplanktons mit für unsere Aufgaben hinreichender Präzision ermitteln.

Selbstverständlich stehen dann auch die für die Cladoceren ermittelten Nahrungsquellen auch dem Gesamtzooplankton zur Verfügung, weshalb es von der prinzipiellen Beschaffenheit der Cladocerenahrung auf die des gesamten Zooplanktons zu schliessen möglich sein dürfte. — Beim Anwenden dieser morphologischen Methode ist es selbstverständlich vom Nutzen, wenn lebendes Material zur Verfügung steht. Es ist ja z. T. (Cladoceren) auch so durchsichtig, dass die ganze Untersuchung fast ohne irgend eine Präparation durchgeführt werden kann. Am höchstens ist es erforderlich, das in Wasser hergestellte Präparat etwas unter dem Deckglas auszuquetschen. Steht hingegen nur konserviertes Material zur Verfügung, so muss es zwecks Untersuchung in erforderlicher Weise erst aufgehellt werden. Die Art der Aufhellung ist indessen von dem vorliegenden Nahrungsmaterial abhängig, indem sie in ganz verschiedenartiger Weise für schwacher und stärker lichtbrechende Körper durchgeführt werden muss. Zu den erstgenannten zählen die Diatomeen, zu den letztgenannten fast alle anderen Algen, ebenso wie der organische Detritus. Einerseits ist also hierbei ein Medium höheren, einerseits aber niedrigeren Brechungsindex erforderlich. Es ist hieraus ersichtlich, dass die morphologische Untersuchung des Darminhalts stets einen doppelten Analysengang voraussetzen muss: einerseits auf Diatomeen und andere schalentragenden Organismen, andererseits auf alle anderen Formen hin. Eine Universalmethode gibt es somit hier nicht, sondern die Analyse muss vielmehr auf zwei verschiedenen Linien fortschreiten. Dies ist früher kaum richtig erkannt, weshalb man auch in einseitiger Weise eben die Bedeutung der auf Anwendung hochbrechender Medien begründeten Kenntnis der nahrungsbiologischen Bedeutung der Diatomeen sehr übertrieben hat. Für die diatomologische Prüfung des Darminhalts sind auch in der Literatur zahlreiche Methoden vorgeschlagen; die Technik der Untersuchung in anderer Richtung hin ist aber sehr vernachlässigt. Versuchen wir aber die jetzt bekannten Methoden der morphologischen Darminhaltuntersuchung in den Rahmen des doppelten Analysengangs zu gruppieren, so ergibt sich die folgende Übersicht.

#### A. Die Prüfung des Darminhalts auf stärker brechbare Nährkörper.

Die Montierung hat hier mit Medien geringeren Brechungsgrades zu arbeiten. — Derartige Präparate werden auch zwecks Feststellen der Farbe des Darminhaltes gebraucht.

Die hierher gehörige Technik ist bis jetzt nur sehr wenig bearbeitet. Nach unseren Erfahrungen dürfte man aber hier in den meisten Fällen einfach mit Glycerin verschiedener Konzentration auskommen können. Bisweilen leistet ein schwach phenolhaltiges Glycerin gute Dienste. Besonders wenn es sich um die sehr durchsichtig gebauten Cladoceren handelt, ist bisweilen die Anwendung eines jodkalihaltigen Glycerins von Nutzen. — AMBERG (1900) u. a. haben den Gebrauch von Kloralhydrat empfohlen.



Wird die morphologische Untersuchungsmethode mit erforderlicher Kritik nach diesem Schema des doppelten Analysengangs durchgeführt, so ergibt sich daraus — nach den oben klargelegten Voraussetzungen — ein durchaus sicherer und möglichst vielseitiger Überblick über die natürlichen Nahrungsquellen des Zooplanktons. Sie wird somit auf die Physiognomie des Darminhalts der Cladoceren begründet. Wird dort z. B. der Hauptsache nach nur Detritus aufgefunden, so lässt sich selbstverständlich ohne weiteres der Schluss ziehen, dass dies auch die zentrale Nahrungsquelle des nicht räuberischen Gesamtzooplanktons (oder, richtiger gesagt, des Entomostraceen- und Rotiferenplanktons) überhaupt repräsentiert.

Schon in einigen älteren Publikationen (vergl. E. NAUMANN 1916, 1917 b) habe ich es früher dargelegt, dass die nach dieser Technik zu ermittelnden Tatsachen sich auch in anderer Richtung verwerten lassen, und zwar auf dem Gebiet der eigentlichen Nanoplanktonkunde. Aus der Struktur des Darminhalts lässt sich ja auch das Nanoplanktonleben des Wassers zur Zeit der Probenentnahme binnen gewissen Grenzen rekonstruieren. Es ist somit dies eine wirklich biologische Methode der Nanoplanktonforschung, deren Anwendung wahrscheinlich in mehreren Fällen — z. B. wenn der Limnologe nur über Zooplanktonproben schwer erreichender Lokalitäten verfügt — einen gewissen Nutzen darbieten könnte. Das Analogon mit dem Filtrerrückstand der Copelaten (S. LOHMANN 1911, 1912) ist — binnen gewisser Grenzen — auffallend.

## B. Die Prüfung des Darminhalts auf niedrig brechende Nährkörper.

Die konservierte Probe wird zu diesem Zweck in verschiedener Medien eines höheren Brechungsindex montiert. Von derartigen sind u. a. die folgenden vorgeschlagen.

*Kanadabalsam* (in Xylol gelöst) nach Vorbehandlung mit Alkohol bis abs. Alkohol-Xylol, Xylol; vergl. z. B. AFSTEIN 1892. Einfacher ist die Anwendung des Phenolxylols — Phenol. cryst. 22 g.: Xylol 100 ccm —, wodurch der absolute Alkohol entbehrt werden kann. Arbeitsgang hier Alkohol bis ca. 96 % → Alkohol 96 % + Phenolxylol → Phenolxylol → Kanadabalsam. Vergl. E. NAUMANN 1917 b.

*Kreosot*. Nur von ZACHARIAS 1894 empfohlen. — Nähere Erfahrungen über die Brauchbarkeit des betreffenden Mediums fehlen indessen völlig.

*Styraxbalsam* (in Kloroform gelöst) nach Vorbehandlung mit Alkohol bis abs, → Alkohol + Kloroform → Kloroform. — Vergl. besonders DAKIN 1908.

*Phenol. cryst.* Die etwas abgesaugte Probe wird auf dem Objektträger mit den betreffenden Kristallen erwärmt. — Vergl. E. NAUMANN 1917 b.

*Phenol. liquefactum*. (Phenol. crist. geschmolzen 90: 10 Wasser). Die Aufhellung tritt auch hier sehr schnell ein; sie kann übrigens durch Erwärmen beschleunigt werden. — Nebst der vorigen die schnellste und einfachste Methode zwecks Orientierungsanalyse. Da das Phenol leicht kristallisiert, empfiehlt es sich oft, das erste Aufhellmedium später mit dem ebenfalls stark lichtbrechenden Eugenol zu ersetzen. Von hier ab kann das Präparat auch in Kanadabalsam übergeführt werden. Vergl. E. NAUMANN 1917 b.

### III. Der organische Detritus als Nahrung.

In dem vorigen Abschnitt haben wir auf Grund neuer experimenteller Untersuchungen den Satz entwickelt, dass die Cladoceren — deren Eigenschaft als zwecks Nahrungsgewinnung vor allem filtrierende Organismen schon bekannt war — tatsächlich das Filtrat in einem sehr wenig gekauten Zustande in den Darm einkommen lassen. In Gewässern, reich an nutzbarem Algnanoplankton, bieten somit die Cladoceren eine von den betreffenden Formen in ganz unversehrtem Zustande aufgebaute Darmstruktur dar. Allerdings findet sich stets auch damit beigemischt ein gewisser Gehalt an dem feinen »Detritus«, der entweder in diesem Zustande durch die Mundwerkzeuge hat passieren können oder auch eben erst durch deren Wirksamkeit aus unversehrten Algen bzw. Flagellaten hergestellt ist, bzw. erst im Darm aus den Nicht-resistenten hervorgegangen ist. Gehen wir jetzt von dieser unter allen Umständen richtigen Erfahrung aus, dass die meisten Algen in ganz unversehrtem Zustande in den Darm gelangen, so erhebt sich aber jetzt die bedeutungsvolle Frage: sind diese Algen wirklich als die eigentliche Nahrung zu betrachten oder handelt es sich hier nur um etwas ganz Zufälliges, bei Seite der als die wirkliche Nahrung zu betrachtenden Substanz?

Diese Frage muss allerdings beim ersten Ansehen etwas paradox erscheinen, denn die unversehrten Algenzellen machen doch in geeigneten Versuchen, bzw. unter natürlichen Verhältnissen in aliphytoplanktonreichen Gewässern, eben die Hauptmasse des Darminhalts aus, der Gehalt an Detritus stellt hingegen im Vergleich hiermit unter entsprechenden Bedingungen oft nur eine so ziemlich geringe Menge dar. Was ist nun aber hier in der Tat ernährungsbiologisch von ausschlaggebender Bedeutung? Unseres Erachtens kann die Antwort hierauf nur folgendermassen gegeben werden: alle Wahrscheinlichkeit zeigt nur in die Richtung, dass eben der feine Detritus — bzw. die im Darm leicht kollabierenden Formen — die Hauptnahrung darstellt. In dem Laboratorium haben wir ja nämlich — vergl. S. 10—12 — unter Anwendung verschiedener ziemlich zarten Grünalgen eine grosse Reihe Fütterungsversuche angestellt. Es hat sich hierbei gezeigt, dass die Algen nicht nur im grossen und ganzen nach dem Abfiltrieren aus dem Wasser durchaus unversehrt in den Darm gelangen sondern in der Tat morphologisch zu beurteilen denselben auch ganz und gar undigert passieren. Was somit einmal in geformtem

Zustand in den Darm eingeleitet wird, das wird auch mehrenteils — eben die leicht kollabierenden Flagellaten ausgenommen — dort nicht sichtbar digeriert. Nicht nur die chlorophyllgrüne Farbe hält sich nämlich mehrenteils unversehrt sondern so auch die anderen Elemente der Zelle. Aus dem Vorhandensein »einer grünen Masse« im Darm der Entomostraceen hat allerdings schon PÜTTER (1909 S. 64) den Schluss gezogen, dass »eine Ausnutzung der aufgenommenen Algen nur in bescheidener Masse vor sich geht«. BIEDERMANN (1911), der diese Auseinandersetzungen anführt, bemerkt eben dazu, »dass es sich doch gerade um eine *amorphe* grüne Masse handelt, in der sich *geformte* Zellen nicht nachweisen lassen«. Dazu lenkt er darauf die Aufmerksamkeit, dass besonders nach Erfahrungen an Schmetterlingsraupen zu beurteilen »der Verdauung und Resorption des Chlorophylls durchaus nicht immer eine Verfärbung entspricht. Auch liefern gerade Schmetterlingsraupen die besten Beispiele dafür, wie ausserordentlich mangelhaft die aufgenommene Pflanzennahrung ausgenützt wird. Die Masse muss es hier machen.« — Bei den Cladoceren liegen aber jedenfalls für die Algen nach unseren neuen, oben kurz zusammengefassten Erfahrungen, die Verhältnisse in der Tat ganz anders, als wie es sonst aus der vorliegenden Literatur hervorzugehen scheint. Die unter Umständen ganz grüne Masse des Darminhalts ist ja nämlich hier unter geeigneten Umständen alles anders als *amorph* — kann sogar fast nur von den *geformten* Algenzellen gebildet werden, während eine *amorphe* Masse dabei nur den Charakter eines oft sehr wenig bedeutungsvollen Füllstoffes trägt. Unter solchen Umständen kann aber selbstverständlich die ernährungsbiologische Bedeutung des in Frage stehenden Materials der pflanzlichen Ernährung nicht immer besonders hoch gesetzt werden. Es spricht u. E. vielmehr alles dafür, dass eben dem als solchen aufgenommenen feinen Detritus eine in dieser Beziehung ausschlaggebende Rolle zuzuerkennen ist.

Nur die zarten Flagellaten, die wirklich im Darm kollabieren, dürften dazu bisweilen — im Gegensatz zu den Algen — auch eine grössere Bedeutung als Nahrung erreichen können. Es muss hierbei auch im Darm wirklich auch — im Gegensatz zu dem Verhältnis der Algen s. str. — eine *amorphe* grüne Masse entstehen. Das grüne Farbstoff hält sich indessen wahrscheinlich hier nicht unverändert, scheint vielmehr bald zersetzt zu werden. Jedenfalls scheinen die Ernahrungen HARDYS und Mc DOUGAL's in dieser Richtung zu sprechen. Sie schreiben nämlich hierüber in ihrer kleinen Darstellung über die Struktur und Funktion des Daphnidendarmes u. a. folgendes: »Thus in the case of an animal which have been fed on green alge, we find the anterior third of the mesenteron, including the liver diverticles, occupied with a bright green fluid, in which are suspended a few solid particles; the middle region occupied by a darkgreen mass of still undigested food, while the posterior region contains a mass of brown particles, which will form the faeces«. — Ein durch Digestion eintretendes Missfarben des Chlorophylls scheint somit jedenfalls möglich zu sein. Allgemein gilt dies allerdings gar nicht; für die Algen s. str. überhaupt gar nicht. Sind deshalb die Beobachtungen der englischen Forscher wirklich richtig, so müssen

sie sich eben auf ein Futtermaterial aus den zartesten Flagellaten beziehen. Für alle andere Pflanzenformen — also u. a. für die Algen s. str. überhaupt — dürften sie nach unserer Erfahrung nicht zutreffen können.

Nach dem gesagten können wir also allen derartigen Algen, welche ganz unbeschädigt die Mundwerkzeuge bzw. auch den Darmkanal der Cladoceren morphologisch zu beurteilen ganz unversehrt passieren, kaum eine direkte Bedeutung in ernährungsbiologischer Richtung zuerkennen. Ganz anders verhält es sich aber selbstverständlich mit den zarten Flagellaten, die — wie die zarten Formen *Chrysoomonas*, *Cryptomonas*, gewisse nicht schalentragende Euglenoiden u. a. im — Darm mehr oder minder aufgelöst werden. So auch mit dem Teil des Filtrates, der wahrscheinlich stets durch die Wirksamkeit der Mundwerkzeuge wirklich zerrieben wird. Ernährungsbiologisch gesehen, dürfte wohl eben die Art des feinen organischen Detritus unserer Gewässer, die von den ausgeschiedenen Assimilaten der Algen nach ihrer Ausflockung im Wasser bezw. von den kollabierten Algenzellen herzuleiten ist, hiermit in Bedeutung gleich kommen und somit zusammen mit den nichtresistenten Kleinpflanzen die eigentliche Nahrung in phytoplanktonreicheren Gewässern ausmachen, während die oft im Darminhalt ganz dominierend vorhandenen Algen s. str. nur als etwas ernährungsbiologisch ganz Nebensächliches zu betrachten sind.

Unseres Erachtens spricht also nach den von uns in der freien Natur bzw. beim Versuch im Laboratorium gemachten, oben kurz auseinandergesetzten Erfahrungen, tatsächlich alle Wahrscheinlichkeit in der Richtung, dass in phytoplanktonreicheren Gewässern minder die Algenwelt selbst als vor allem eben der von ihr produzierte Detritus, bezw. die zarteren Flagellaten überhaupt, als Nahrungsquelle in erster Hand in Frage kommt.

Wenn deshalb quantitative Planktonuntersuchungen in überhaupt planktonreichen Gewässern eine ganz genaue Abhängigkeit des Zooplanktons von dem Phytoplankton mit einwandfreier Präzision schon mehrmals — vergl. S. 7 — nachgewiesen haben, so kann selbstverständlich — nach den von uns eben klargelegten Voraussetzungen — nicht immer auf einen ganz direkten und einfachen nutritionsbiologischen Zusammenhang zwischen Produzenten und Konsumenten geschlossen werden. Es ist ja nämlich nunmehr sehr wahrscheinlich, dass sich die erstgenannten *an und für sich* als Nahrung ganz unbrauchbar gestalten können — dass sie aber nicht desto weniger durch den von ihnen produzierten Detritus unter den gegebenen Verhältnissen eine *conditio sine qua non* für die Entwicklung der Konsumenten darstellen. Es gilt dies für die Algen überhaupt. Von einer wirklich direkten Abhängigkeit kann selbstverständlich nur dann gesprochen werden, wenn es sich um die zartesten Flagellaten handelt, welche entweder unter den Mundwerkzeugen oder auch erst im Darm kollabieren.

Die Autoren derartiger Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Produzenten und Konsumenten unserer Gewässer haben allerdings noch nicht einem derartigen Gesichtspunkt Rechnung getragen, sondern vielmehr im allgemeinen nur auf das ganz direkte Verhältnis zwischen Produzenten und Konsumenten hinge-

gewiesen. Es hängt wohl dies u. a. davon ab, dass die betreffenden Untersuchungen eben nur von dem Ausgangspunkt, gegen PÜTTER die Bedeutung der geformten Nahrung zu beweisen, geplant waren. In dieser Beziehung schiessen sie aber meines Erachtens jedenfalls weit über das Ziel, ja beweisen in dieser grundlegenden Frage bisweilen gar nichts. Es ist ja nämlich ganz selbstverständlich, dass der Gehalt an ungeformter organischer Substanz — und somit auch die Ernährungsmöglichkeiten à la PÜTTER — in demselben Masse wie eben die Phytoplanktonproduktion steigen muss. Korreliert hiermit die Produktion an Zooplankton, so ist aber hiermit nur die Tatsache der Abhängigkeit der betreffenden Realitäten, aber nicht deren spezielle Art, bewiesen: Ob es sich um eine direkte Nahrungsfrage oder eine indirekte via den organischen Detritus oder eine im Sinne PÜTTER's handelt, das ist aber ganz unsicher. Es ist dies prinzipiell eine ganz wichtige aber bisher durchaus übersehene Frage. Im allgemeinen hat man auch nur ganz einseitig das erste Moment betont und die Unmöglichkeit des letztgenannten Verhältnisses ausführlich erörtert. Die mittlere Phase, die organische Nährsubstanz als Detritus, ist aber so gut wie völlig übersehen. Hier liegt aber unseres Erachtens die Kernfrage des ganzen Problems. Produktionsbiologisch müssen wir somit eben dem organischen Detritus schon aus diesen der Hauptsache nach theoretischen Erwägungen eine ganz ausschlaggebende Rolle zuerkennen. Welch eine grosse Bedeutung der organische Detritus in der Wirklichkeit unter gewissen Umständen erreichen kann, wird erst auf Grund der in der freien Natur durchgeführten Studien richtig gewürdigt werden können. Wir kommen dazu in einem folgenden Abschnitt zurück.

---

#### IV. Art und Ursprung des feinen organischen Detritus.

Eigentlich ist der Begriff »Detritus« an und für sich nicht klar. Es liegt ja schon im Wort, dass hierunter alle mehr oder minder zerriebene Trümmer der organischen wie auch die der unorganischen Natur verstanden werden können. Der Detritus kann somit organogener wie minerogener Natur sein. Es liegt aber auf der Hand, dass wir hier nur mit dem erstgenannten zu tun haben, den wir auch hier der Kürze halber ohne weiteres als Detritus bezeichnen. — Sehr wechselnd gestalten sich auch die Grössenverhältnisse des organischen Detritus: sie umfassen fast eigentlich alle Elemente von den fast kolloiden Abbauprodukten der organischen Substanz bis zu den schon makroskopisch ohne weiteres bestimmbar Gewebekomplexen. Für die vorliegende Erörterung kommt aber nur der staubfeine Detritus in Betracht — d. h. Produkte einer so weitgehenden Zertrümmerung, dass er jede wirklich morphologische Struktur entbehrt und höchstens nur als eine feinkörnige Masse bei hohen Vergrösserungen zu Tage tritt. Die Korngrösse desselben wechselt somit von kolloiden Stufen bis zu der Masse kleinerer Bakterienkokken, also bis zu allerhöchst einigen  $\mu$  Diameter. Es ist eben dieser staubfeine Detritus — das »organische Peritripton« nach WILHELM, vergl. l. c. 1916 — dem unseres Erachtens für die Ernährung der Entomostraceen unserer Seen, ja überhaupt für den gesamten Stoffwechsel der Gewässer, eine ganz grundlegende Bedeutung beizulegen ist. Es sei hier ausdrücklich hervorgehoben, dass wenn in dem folgenden dieser Abhandlung kurz von »Detritus« gesprochen wird, so ist darunter eben dieser staubfeine organische Detritus stets zu verstehen.

Das organische Peritripton stellt aber genetisch etwas sehr heterogenes dar. Bis jetzt haben wir allerdings nur von einer Art davon gesprochen: dem aus den kollabierten Planktonalgen entstehenden staubfeinen Detritus der planktonreichen Gewässer. Es ist dies gewiss eine in der Natur weit verbreitete Form, die wohl zumal auch nicht selten in ihrer relativen Reinheit auftreten kann. Es ist dies aber bisweilen nicht der einzige Typus des organischen Detritus. Neben demselben gibt es aber andere und gewiss für den Stoffhaushalt der pelagischen Region — obgleich ohne irgend eine genetische Beziehung dazu — nicht minder bedeutungsvolle Arten, die entweder mit einander kombiniert oder auch für sich in einer relativen Rein-

heit auftreten können. Ein klarer Überblick über diese verschiedenen Typen des organischen Peritriptions ist für die folgenden Erörterungen von grösster Bedeutung. Zu diesem Zweck gebe ich hier die folgende schematische

### Übersicht über die in der pelagischen Region der Seen auftretenden Formen des organischen Peritriptions.

A. Peritripton autochtoner Herkunft. Ist im See selbst produziert. Je nach deren verschiedener Herleitung folgendermassen weiter einzuteilen:

1. Planktogenes Peritripton = der aus dem Zerfallen der (vor allem pflanzlichen) Planktonorganismen vorgegangene staubfeine Detritus ebenso wie der Detritus, welche durch spätere Ausflockung im Wasser verschiedener durch die Algenwelt produzierten Assimilaten entsteht.

2. Litorigenes Peritripton = die nach der pelagischen Region ausgeschwemmten Kleintrümmer der litoralen Organismenwelt. Vor allem spielt die phanerogame Vegetation als Detrituslieferant eine sehr bedeutungsvolle Rolle.

3. Abyssigenes Peritripton. — Das Anführen eines von den Bodenablagerungen aufgewühlten Peritriptions ist hier nur der logischen Vollständigkeit wegen geschehen, kann aber eigentlich als so ziemlich überflüssig betrachtet werden, und zwar deshalb, weil ja die Bodenablagerungen doch selbst nur etwas ganz sekundäres darstellen — die Gesamtsumme der unter der pelagischen Region zur Sedimentation gelangten Trümmer verschiedenartiger Herkunft.

B. Peritripton allochtoner Herkunft. — Im Gegensatz zu A nicht im See selbst produziert, sondern erst von den Umgebungen darenin gelangt. Selbstverständlich erhält jeder See einen gewissen, mehrenteils aber ziemlich belanglosen Zuschuss allochtoner Elemente auf verschiedenen Wegen. — Von einer ganz grundlegenden Bedeutung hat sich aber das allochtone Peritripton z. B. für die Humusgewässer unserer kalkarmen Urgebirgsgegenden gezeigt. Es werden nämlich hier den Seen gewaltige Mengen von Humusstoffen zugeführt, z. T. mehr oder minder kolloid gelöst, z. T. aber auch in der Form eines weit zerstaubten Detritus, eines wirklichen Peritriptions. Die Gegenwart desselben charakterisiert hier auch in erster Hand die pelagische Region, unter welcher sich auch eine langsame Sedimentation der Humusstoffe ganz allmählich vollzieht, wodurch eine von anderen Gewässern völlig unbekannte primär-allochtone Bodenablagerung — der Dy — zustande kommt. — Über die Ökologie der Humusgewässer vergl. man näheres bei E. NAUMANN 1917 a.

Auf Grund dieser genetischen Auseinandersetzung der verschiedenen Formen des staubfeinen organischen Detritus bezw. von unseren neuen Erfahrungen über die Nahrungsaufnahme der Cladoceren ausgehend, dürfte es in der Tat schon jetzt möglich sein, von rein theoretischen Gesichtspunkten aus eine Zusammenstellung der verschiedenen Gewässertypen mit den davon abhängigen Ernährungstypen des Zooplanktons zu liefern. Unsere Auffassung über die ernährungsbiologische Bedeu-

tung des feinen Detritus haben wir allerdings ursprünglich gar nicht auf rein theoretische Voraussetzungen begründet. Sie wurzelt vielmehr in ausgedehnten Erfahrungen von den natürlichen Verhältnissen eines überhaupt weit verbreiteten Gewässertypus — und zwar von denen der oben kurz skizzierten Humusgewässer — wo eben ein allochtoner Detritus im Vergleich mit anderen Nahrungsquellen eine ganz dominierende Rolle spielt. Es scheint uns deshalb angebracht — ehe wir es versuchen, die Konturen einer allgemeinen Übersicht über die Ernährungstypen des Zooplanktons in ihrer Abhängigkeit von den verschiedenen Gewässertypen zu ziehen — zuerst dem Stoffhaushalt eben dieser sonderbaren Humusgewässer eine mehr eingehende Erörterung zu eignen. Schärfer und klarer als sonst in der Natur tritt uns nämlich eben hier das ernährungsbiologische Problem der Bedeutung des staubfeinen organischen Detritus in dem Stoffhaushalt der Gewässer entgegen.

---



## V. Die Nahrungsquellen der Humusgewässer.

Die Humusgewässer zeichnen sich durch ihr von Humusstoffen verschiedener Art ins braun gefärbtes, mineralstoffarmes Wasser aus. Sie sind besonders in den kalkarmen Gegenden des Urgebirges weit verbreitet und stellen somit in erster Hand das limnologische Charakteristikon Fennoskandias dar. Schon aus diesem Grund scheint eine nähere Kenntnis der limnologischen Verhältnisse dieser Gewässer erwünscht. In einer vorgehenden Abhandlung (1917 a) haben wir es auch versucht, gewissen hierher gehörigen Fragen — besonders die Phytoplanktologie bzw. die Sedimentationsgeschichte betreffend — eine nähere Erörterung zu unterziehen. Zum Teil hierauf, wesentlich aber auf von uns während der letzten Jahre durchgeführten neueren Untersuchungen fussend, werden wir es in dem folgenden versuchen, auch die Ernährungsbiologie des Zooplanktons dieses weit verbreiteten Gewässertypus jedenfalls in ihren prinzipiellen Grundlagen klar zu legen.

Die Humusgewässer sind in Bezug auf Phytoplankton als sehr produktionsarm zu bezeichnen. Wie wir es schon früher (l. c. 1917 a) auseinandergesetzt haben, kann dies nicht aus thermischen, vielmehr nur aus den milieuchemischen Faktoren erklärt werden. Die spärliche Phytoplanktonproduktion hängt somit eben von der Elektrolytenarmut des Wassers ab. An organischen Substanzen ist das Wasser zwar sehr reich; sie liegen aber aller Wahrscheinlichkeit nach in einer pflanzenbiologisch ganz inagilen Form vor. Von diesen Humusstoffen — die gewiss eine ganz heterogene Mischung verschiedener, in wirklicher und kolloider Lösung, bzw. nur in aufgeschwemmtem Zustande vorliegender Körper ausmachen — rührt die gelbe bis braune Eigenfarbe des Wassers her. Wegen der pflanzenbiologisch als sehr schlecht zu beurteilenden Produktionsvoraussetzungen des Wassers erreicht die Entwicklung des Phytoplanktons im grossen und ganzen genommen hier — im schroffsten Gegensatz zu den Verhältnissen elektrolytenreicherer Gewässer der Ebene — niemals eine derartige Höhe, dass eine Vegetationsfärbung die Naturfarbe übertönt. Vielmehr ist die Produktion eine so geringe, dass im allgemeinen nicht der geringste Einfluss des Phytoplanktons in dieser Beziehung zu entdecken ist: es dominiert stets die gelbbraune, von der Ferne aus rein blau bis trüb dunkel erscheinende Wasserfarbe dieser öden Humusgewässer.

Es fragt sich nun, wo unter diesen Vorbedingungen die wesentliche Nahrungsquelle des Zooplanktons unserer Humusgewässer zu suchen ist. — Um dieser Frage etwas näher treten zu können, durchführte ich daher erst unter Anwendung verschiedener Cladoceren aus Seen und Teichen eine grosse Reihe Untersuchungen nach der Seite 9—17 besprochenen morphologischen Methode. Sie ergaben überhaupt ein ganz monotones Bild. Es zeigte sich nämlich dabei fast immer ein brauner Darminhalt von ganz »amorpher« — oder richtiger gesagt feinkörniger — Struktur, worin zwar einzelne Algenzellen verschiedener Art in ganz unversehrtem Zustande nachzuweisen waren. Ihre Frequenz war aber stets überhaupt sehr gering. Da nun das allgemeine Aussehen der im Darm befindlichen braunen Masse nicht im geringsten auf mehr oder minder digerierte Algen bezw. Chlorophyll hindeutete, und da übrigens derartige zarte Flagellatenformen, die überhaupt verdaut werden können (vergl. S. 20) nur in geringerer Anzahl in dem Filtrat ante os nachzuweisen waren, so ergibt sich schon hieraus, dass die Hauptnahrung des Entomostraceenplanktons der Humusgewässer eben nur in dem braunen allochtonen Detritus gesucht werden kann; sowohl Algen wie Flagellaten können im Vergleich hiermit ohne weiteres als belanglos bezeichnet werden. Es zeigten weiter Zentrifugate der verschiedenen Humusgewässer auch eine nur sehr spärliche Formation aus Nanoplankton, von dem staubfeinen Detritus aber eine ganz beträchtliche Menge. Nach unseren jetzigen Kenntnissen über die Nahrungsaufnahme der Cladoceren, bezw. über die Naturbeschaffenheit der Humusgewässer, muss es somit nunmehr als erwiesen gelten, dass die Entomostraceen auf derartigen Lokalitäten tatsächlich in erster Hand ihre Nahrung von dem ganz allochtonen Detritus holen, wogegen das Phytoplankton überhaupt bezw. der planktogene Detritus hier nur ganz beiläufig in der Frage kommen kann.

Die nähere Bedeutung dieses Satzes werden wir in dem folgenden etwas näher entwickeln. Es dürfte aber angebracht sein, hier zuerst einige spezielle Belege aus meinen Untersuchungsprotokollen mitzuteilen. Die angeführten Beispiele sind nach einigen von mir näher untersuchten Gebieten unserer Urgebirgsgegenden geordnet. Über die sonst limnologisch bedeutungsvollen Daten derselben möchte ich besonders auf meine frühere Veröffentlichung über das Phytoplankton in seinem Zusammenhang mit der Bodenbeschaffenheit (l. c. 1917 a) verweisen.

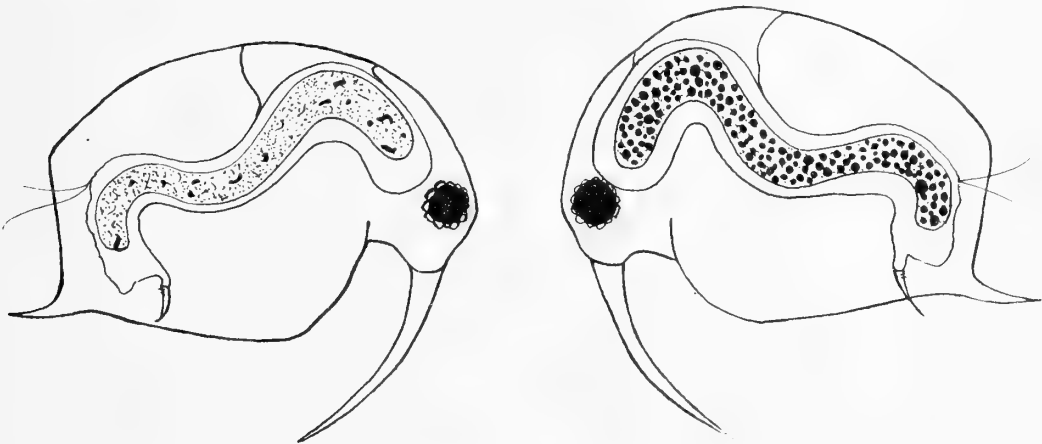
*Teichversuchsstation Aneboda bei Lamhult in Südschweden.* Besonders während der letzten Jahre habe ich hier eine grosse Reihe Untersuchungen zwecks Feststellung der natürlichen Nahrung des Teichzooplanktons durchgeführt. Als einige repräsentative Beispiele<sup>1</sup> der hier auftretenden Darmstrukturen, kann Folgendes mitgeteilt werden; vergl. auch Fig. 2—5.

<sup>1</sup> Ich beschränke mich in dieser Abhandlung im allgemeinen stets auf das Anführen von *Genera*, wenn es sich sowohl um Tiere als Pflanzen handelt. Eine noch weiter gehende Bestimmung muss nämlich für die uns hier in erster Hand interessierende Fragen als völlig belanglos erscheinen. — Selbstverständlich ist aber die angeführte Bestimmung systematisch vollauf einwand-

1916. Den 27. Juli. Zooplankton aus dem Teich Nedre Hagadammen. Phytoplankton = Naturtypus. [Über diesen Begriff, s. meinen Aufsatz l. c. 1914 bzw. l. c. 1918.]

*Bosminen*, von denen eine grosse Anzahl untersucht wurde. — Übereinstimmendes Bild: Die Hauptmasse des Darminhalts wird von einem braunen Detritus gebildet. Eine gewisse Beimischung von *Trachelomonas*-Arten *Chlorella* sp., Entwicklungsstadien von *Gloco-coccus mucosus* A. Br. (= *Spheroecystis Schröteri* Chodat), sämtliche nach dem Aussehen zu beurtheilen völlig intakt.

Schlussfolgerung. Die hier mitgeteilte Darmstruktur (vergl. Fig. 4) ist überhaupt für die Teiche des Naturtypus der Anebodaer Teichwirtschaft sehr charakteristisch. — Dass *Trachelomonas* bzw. *Glocoecoccus* im Darm gar nicht angegriffen werden, dürfte von der Membranbeschaffenheit abhängen: einerseits Eisenhydroxyd, andererseits ein reichliches Gallert. — Das allgemeine Vorhandensein derartiger Formen (und besonders der der gallertgeschützten) muss selbstverständlich als völlig "zwecklos" erklärt werden und spricht entschieden für die von uns entwickelte Grundauffassung über die Technik der Nahrungsaufnahme bei den Cladoceren: Dass überhaupt alles, was im Wasser schwebt, ob lebend oder tot, organisch oder unorganisch, abfiltriert wird und in ursprünglichem Zustand — nur binnen den von der Darmkapazität geregelten Grenzen — in den Darm injiziert wird



Figur 2—3.

Schematische Darstellung der Extremen der Darmstruktur Anebodaer Teich-Cladoceren: einerseits (Fig. 2) fast nur der braungefärbte Detritus des Humuswassers, anderseits (Fig. 3) vorwiegend verschiedene einzellige Grünalgen.

Die erstgenannte Darmstruktur ist für die Cladoceren der schlechten Teiche des Naturtypus, die andere hingegen für die des Kulturtypus charakteristisch. Näheres hierzu vergl. in dem Text.

1916. Den 27. Juli. Zooplankton aus dem Teich Nedre Brittelagg, zur Zeit der Probenentnahme ein reichliches *Eudorina*-Plankton aufweisend. Es wurden die folgenden Cladoceren auf den Darminhalt hin untersucht.

a) *Daphnia longispina*. Im Darm bzw. in dem Filtrat des Kimenkorbs hauptsächlich der rotbraune Detritus. Hie und wo einige kleine, durchaus intakt wirkende Kolonien von *Eudorina*.

b) *Diaphanosoma brachyurum*. Wie a, jedoch durchaus ohne *Eudorina*. Hie und wo eine ganz lebensgrüne *Chlorella*.

c) *Polyphemus*. Im Darm reichlich von *Eudorina*.

Schlussfolgerung: Es ist eine ganz einfache Frage der Darmkapazität, dass *Eudorina* in grösserer Ausstreckung nur von *Polyphemus* aufgenommen werden kann.

frei. Zoologen von Fach, welche sich mit der algologischen Systematik nicht mehr eingehend beschäftigt haben, möchte ich in diesen Fragen besonders auf die ganz vortreffliche Darstellung WEST's ebenso wie auf die PASCHER'sche Flora hinweisen.

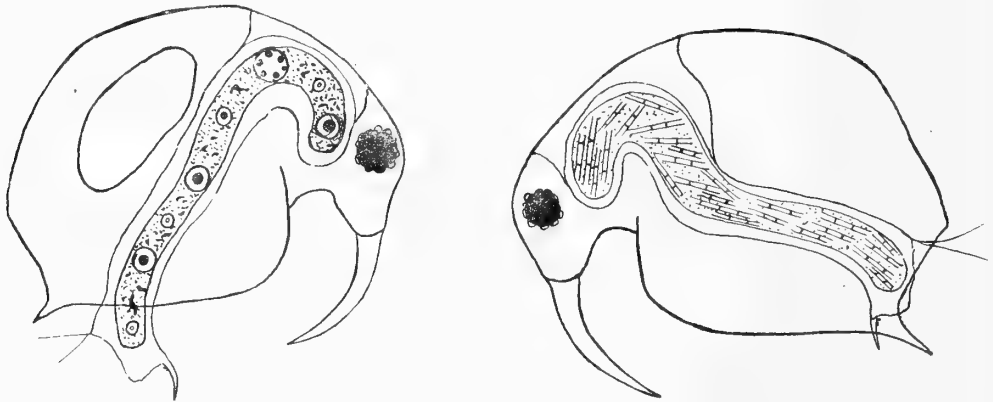
1916. Den 29. Juli. Zooplankton aus dem Teich Nedre Hållsdammen. Phytoplankton = Naturtypus.

*Bosminen*. Eine grosse Anzahl von Individuen untersucht. Übereinstimmendes Bild: Der Darminhalt wird von dem rotbraunen Detritus nebst einem reichlichen Gehalt von Fadenalgen (die Gattung *Tribonema* Derbes et Solier = *Conferva* Lagerh.) gebildet; vergl. Fig. 5.

*Daphnia longispina*. Wie *Bosmina*.

Schlussfolgerung. Es ergibt sich aus der Untersuchung des vorliegenden Materials, dass tatsächlich auch gewisse Fadenalgen in grosser Ausstreckung von den Cladoceren aufgenommen werden können. Vor allem scheint dies für derartige Formen zu treffen, die — wie eben die besprochene *Tribonema* — bei der Fortpflanzung in kürzeren Fadenfragmenten von nur einigen wenigen Zellen zerfallen, die dann überall in dem Teich umherfluten. In Anbetracht des allgemeinen Vorkommens dieser Algen und zwar vor allem längs des Ufers in den Teichen Anebodas, sowohl in Naturteichen wie in den Teichen eines schwach ausgeprägten Kulturtypus, muss die hier aufgefundene Darmstruktur ebenfalls sehr häufig in dieser Gegend vorliegen.

1916. Den 29. Juli. Zooplankton aus dem Teich Nedre Sægdammen. Phytoplankton = Naturtypus.



Figur 4—5.

Schematische Darstellung zwei gewöhnlicher Darmstrukturen der Anebodaer Teichcladoceren: einerseits (Fig. 4) eine Kombination von Detritus mit Algen, wie *Eudorina*, *Gloeococcus* (oder vielleicht nur Entwicklungsstadien der letztgenannten) und schalentragenden Flagellaten (*Trachelomonas*); anderseits (Fig. 5) nebst Detritus ein sehr hoher Gehalt an Fadenalgen des Typus *Tribonema*.

Die erste Struktur (Fig. 4) ist den Naturteichen eigen; die andere (Fig. 5) ist besonders für Teiche unter einem ziemlich schwachen Kultureinfluss charakteristisch, wo eben die angeführten Fadenalgen oft eine massenhafte Entwicklung erreichen können.

*Bosminen*. Im Darminhalt nebst Detritus massenhaft der soeben besprochenen Fadenalgen. Die eben gemachten Auseinandersetzungen werden hiermit völlig bestätigt.

1916. Den 29. Juli. Zooplankton aus den Teichen Stenfälle IX—X, dem „beseren“ Naturtypus angehörend.

*Bosminen*. Darminhalt aus dem rotbraunen Detritus nebst einer bedeutenden Beimischung kleinerer, ganz intakt wirkender Grünalgen (*Tetracoccus* u. a.) bestehend.

Schlussfolgerung. In den Teichen, wo schon unter natürlichen (also nicht durch die Kultur, d. h. hier Fütterung, Düngung usw. verursachten) Verhältnissen eine Grünal flora sich besser entwickelt, stellt der Darminhalt eine Kombination aus dem braunen Detritus nebst Grünalgen dar.

1916. Den 30. Juli. Zooplankton aus dem Teich Jämfallädammen. Phytoplankton = Naturtypus.

*Bosminen*. Mit dem Material aus dem Teich Nedre Sægdammen des vorigen Tages durchaus übereinstimmend.

1916. Den 11. August. Zooplankton aus dem Teich Fränne Häle. Intensiv schwarzbraunes Humuswasser. Fast ohne Phytoplankton, das übrigens dem schlechten Naturtypus angehört.

*Daphnia longispina*, *Bosminen*. Im Darminhalt ebenso wie in dem Filtrat des Kiemenkörpers ein rotbrauner Detritus mit etwas von feinsten Mineralsplittern vermischt; keine Algen.

Schlussfolgerung. Die geformte Nahrung wird hier nur von dem feinsten Detritus gebildet. Das Vorhandensein von feinsten Mineralsplittern im Darm zeigt wiederum auf das Nichtvorhandensein des Wahlvermögens: alles, was im Wasser schwebt, wird in den Darm als Filtrat injiziert, ob brauchbar oder nicht. — Der vorliegende Fall ist für die braunsten unserer Humusgewässer überhaupt sehr typisch.

1917. Den 10. Juli. Zooplankton aus dem Teich Stenfälle X. Das Phytoplankton stellt wegen Kultureingriffe einen schwachen Kulturtypus dar.

*Bosminen*. Zahlreiche Individuen untersucht. Übereinstimmendes Bild: Im Darm fast nichts von dem rotbraunen Detritus. Vielmehr wird der Inhalt fast nur aus den verschiedensten Kleingrünalgen nebst einer grauen Grundmasse gebildet.

Schlussfolgerung: Wenn der arme Naturtypus des Phytoplanktons infolge Kultureingriffe sich in den reicheren Kulturtypus verändert, wird selbstverständlich das ernährende Filtrat in erster Hand aus Algen nebst einem algogenen Detritus gebildet; die quantitative Bedeutung des rotbraunen Detritus wird im Vergleich hiermit beträchtlich vermindert. Es wird somit auch der Darminhalt in erster Hand von den erstgenannten Elementen aufgebaut, während der rotbraune Detritus jetzt in den Hintergrund tritt. — Es ist dies ein Fall, der als überhaupt sehr charakteristisch für unsere Teiche des Kulturtypus dargestellt werden kann. — Es wäre indessen falsch, nur hieraus auf die Bedeutung des rotbraunen Detritus als eine Notnahrung zu schliessen; denn den Cladoceren kann doch gar kein Wahlvermögen zuerkannt werden und dass die Bedeutung des rotbraunen Detritus in den Kulturteichen unserer Urgebirgsgebiete bisweilen auf null reduziert wird, hängt selbstverständlich nur von der Beschaffenheit des vorhandenen Sestons ab: die Menge der Algen bzw. des algogenen Detritus ist beträchtlich vermehrt, der Gehalt an rotbraunen Detritus liegt aber nur in der ursprünglichen Menge vor und wird somit unter diesen veränderten Voraussetzungen nur eine ganz geringfügige Rolle für die Struktur des ernährenden Filtrats spielen können.

Es mag mit den angeführten Beispiele genügen. Es kehren nämlich hier stets dieselben Strukturen immer wieder — von dem Typus der fast durchgeführten Detritusernährung der schlechteren Naturteiche (vergl. Fig. 2) über die kombinierte Struktur der etwas besseren (vergl. Fig. 4) bis zu dem von einzelligen Algen charakterisierten Typus der Kulturteiche (vergl. Fig. 3). Der Fadenalgentypus ist überhaupt sehr verbreitet in Teichen mit grösseren sehr seichten Abteilungen — vor allem doch, wenn sie einem schwächeren Kulturtypus anhören.

*Kleinere und grössere Seen der Gegend von Aneboda und Lamhult in Südschweden*. In erster Hand zwecks ganz anderartiger Untersuchungen — während der letzten Jahre hauptsächlich um die Genesis der hier weitverbreiteten und tatsächlich auch für die Region der Humusgewässer überhaupt sehr charakteristischen Seeerze klarzulegen — habe ich hier etwa dreissig Seen, im allgemeinen doch nur einmal, besucht. Die meisten davon sind unter dem Typus der Humusgewässer anzubringen. Von etwa der Hälfte derselben habe ich die natürliche Nahrung des Entomostraceenplanktons unter Anwendung der morphologischen Methode auf konservierte Proben geprüft. Sie waren mehrenteils nur zur Zeit des Sommers genommen; von dem See Stråken bei Aneboda habe ich aber auch Proben

anderer Jahreszeiten untersuchen können. Das Ergebnis aller dieser Untersuchungen war ein sehr monotones: Der rotbraune Detritus zeigte sich nämlich immer im Darminhalt der Cladoceren bzw. der Copepoden als ganz dominierend. Von den Algen des Nanoplanktons kommen fast nur Entwicklungsstadien des *Gloeococcus mucosus* nebst Cyclotellen in Betracht; von den zartesten Flagellaten fast nur *Cryptomonas* u. a. Besonders die Bedeutung der Cyclotellen für die Darmstruktur des Entomo-



Figur 6.

Schematische Darstellung einer sehr gewöhnlichen Darmstruktur der Cladoceren unserer Humusgewässer: Es dominiert der braune Detritus des Humuswassers nebst einigen Cyclotellen.

straceenplanktons ist deshalb nicht zu unterschätzen. Frequenzen von z. B. 50—75 pro *Holopedium*-Darm sind nicht selten. — Ähnliches ist übrigens schon früher auch für andere Gegenden Südschwedens bekannt gemacht. Vergl. E. NAUMANN 1912. — Im grossen und ganzen dominiert aber stets der rotbraune Detritus, welcher somit als die Hauptnahrung des Zooplanktons dieser Gegenden aufzufassen ist; vergl. Fig. 6.

*Kleinseen der Gegend von Kloten in Västmanland.* Als Teilnehmer einer von den Behörden veranstalteten fischereibiologischen Untersuchung einiger hier belegenen Gewässer gelang es mir hier von mehreren in der Untersuchung einbezogenen Humusgewässer kleinster Art (z. T. eigentlich Sphagnum-Kolke) aus verschiedenen Jahreszeiten eine grössere Probenreihe zu erhalten. Das Zooplankton wurde nach der morphologischen Methode der ernährungsbiologischen Unter-

suchung näher bearbeitet; die Nanoplanktologie der Gewässer wurde übrigens während des Sommers in Feld eingehend untersucht. Die Analysis ergab auch hier ein ganz monotones Bild, indem auch in diesem Falle der rotbraune Feinde-tritus ganz und gar die Darmstruktur der Cladoceren bzw. der Copepoden dominierte. Cyclotellen fehlten völlig, während einige schalentragende Chrysomonaden in einigen ganz vereinzelt Fällen eine nicht unwesentliche Bedeutung erreichten. Die zarten, aus der Darmstruktur noch nicht mehr — wohl aber aus dem Filtrat *ante os* — nachweisbaren Formen zeigten sich überhaupt sowohl bei der ernährungsbiologischen Untersuchung wie bei Studien über das Zentrifugplankton der betreffenden Gewässer im Vergleich mit dem feinen rotbraunen Detritus von einer nur ziemlich geringfügigen Bedeutung zu sein. Die ernährungsbiologisch ganz ausschlaggebende Rolle des feinen Detritus ist somit hier ohne weiteres einleuchtend. — Die hierher gehörigen Spezialuntersuchungen, deren Ergebnis hier nur ganz kurz referiert werden könnte, sollen indessen später in einer von den Behörden geplanten fischereibiologischen Publikation ausführlich mitgeteilt werden.

Aus diesen zahlreichen Einzeluntersuchungen scheint mir also der Beweis für die ganz dominierende Rolle des feinen Detritus im Stoffhaushalt der Humusgewässer, und zwar so vollständig wie es dies an der Hand einer vergleichend morphologischen Untersuchung überhaupt möglich sein dürfte, erbracht zu sein. Noch ein Beweis für die wirklich dominierende Detritusnatur des Darminhaltes des Zooplanktons dieser Gegenden liefert übrigens die mikrochemische Prüfung desselben. Wir kommen in dem folgenden später weiter auf diese Frage zurück. Unter allen Umständen lässt es sich somit nunmehr sagen, dass eben der allochtone Detritus unserer Humusgewässer hier stets die eigentliche Hauptnahrung des Gesamtzooplanktons darstellt. Zwar wird diese Auffassung vor allem auf Untersuchungen an Cladoceren begründet. Es ist aber nach dem in dem vorigen dargelegten ohne weiteres einleuchtend, dass wir eben in dieser Weise eine ganz vollständige Auffassung über die überhaupt disponiblen Nährkörper des Wassers erreichen können. Was somit die Cladoceren fressen: das ist eben sozusagen ein Querschnitt der vorhandenen Nährquellen, von denen auch das nicht räuberische Gesamtzooplankton aus Entomostraceen und Rotiferen abhängen muss.

Es erübrigt sich aber jetzt die Erörterung einer ganz besonders bedeutungsvollen Frage: ob wir etwas näher über die Natur dieses feinen Detritus — vor allem im chemischen Sinne — kennen und ob auch von diesen Gesichtspunkten aus die oben dargelegte Auffassung über den Ernährungstypus des Zooplanktons dieser Gewässer als wahrscheinlich bezeichnet werden kann. Tatsächlich ist ja diese Frage von einer grundlegenden Bedeutung und muss deshalb hier etwas näher erörtert werden. Es ist allerdings zu bemerken, dass sie eigentlich prinzipiell schon in rein biologischer Weise durch die vergleichend morphologische Untersuchung beantwortet ist. Aus der folgenden Erörterung können wir somit höchstens einen weiteren Ausbau unserer Grundauffassung erwarten. — Der staubfeine Detritus unserer Humusgewässer stellt wahrscheinlich ein sehr heterogenes Produkt dar. Genetisch gesehen ist er der Hauptsache nach ganz allochthon, von den oft moorigen Umgebungen der Seen herrührend. Die hiervon nach dem See gelangten Humusstoffe dürften wohl sowohl als ganz feine Aufschwemmungen wie auch als Kolloide bzw. wirkliche Lösungen vorliegen. Durch in verschiedener Weise durchgeführte Koagulationen muss selbstverständlich im freien Seewasser der Gehalt an Kolloiden abnehmen, während die feinsten Aufschwemmungen eben dadurch in Menge gewinnen. Diese feinsten Aufschwemmungen — entweder als solche dem Seewasser primär zugeführt oder erst dort infolge Kolloidkoagulation sekundär entstanden — stellen eben den staubfeinen Detritus dar. Ein Teil davon sedimentiert gewiss ohne weiteres, ein anderer wird aber zuerst in den Stoffhaushalt der Entomostraceen eingezo-gen, um erst darauf mehr oder minder ausgesprochen in koprogenen Bildungen übergeführt nach dem Boden zu gelangen. Unter allen Umständen entsteht dort infolge des stetigen Zuschusses an Wasser von den (primär oder sekun-

där) feinsten Aufschwemmungen eine braune Ablagerung, der Dy bzw. die Dygyttja — der Torfschlamm bzw. der torfige Faulschlamm — der Humusgewässer, deren allgemeine Charakteristik schon früher von mir (l. c. 1917 a) gegeben wurde.

Der feine im Wasser vorhandene Detritus enthält selbstverständlich nicht nur die ursprünglichen Bestandteile seines allochtonen Heimartsmaterials sondern dazu infolge der sich später abspielenden Sorptionserscheinungen auch einen gewissen Gehalt an den in Seewasser sonst vorhandenen Stoffen. Die nähere Zusammensetzung des gesamten Humusstoffsmaterials unserer Gewässer werden wir in chemischer Hinsicht in dem folgenden etwas ausführlicher besprechen. Anfangs sei aber einige ganz einfache aber bis jetzt biologisch völlig unbekannte Erscheinungen im Werdegang bzw. Sedimentation des staubfeinen Detritus und dessen Bedeutung für die Gesamtbilogie des Wassers etwas näher erörtert werden.

Der staubfeine Detritus unserer Humusgewässer zeigt im allgemeinen eine mehr oder minder ausgesprochen gelbbraune Farbe. Allerdings tritt er auch in einer ganz hyalinen Form auf. Besonders beim Untersuchen des weniger gepackten Filtrats *ante os* bei Cladoceren zeigt sich der letztgenannte Typus von einer nicht unwesentlichen Bedeutung zu sein. Die Farbe ins gelbbraun ist allerdings vorherrschend. Sie dürfte einen zweifachen Ursprung haben: teils das hier primär Braune der humifizierten Pflanzensubstanz, teils aber auch das Gelbe infolge sekundär eintretender Anreicherung an dreiwertigen Eisen bei den Sorptions- bzw. Ausflockungserscheinungen im freien Wasser. Wird nämlich einem Zentrifugat des Wassers bzw. den betreffenden Tieren selbst in wohlbekannter Weise die mikrochemische Analyse auf  $\text{Fe}^{\text{III}}$  unter Anwendung der Berlinerblauprobe unterzogen, so färbt sich der ursprünglich rotbraune Detritus fast momentan in die verschiedenen Nuanzen von Blau. In dieser Weise habe ich eine grosse Menge besonders von Zooplanktonproben aus Teichen und Seen des Humuswassergebietes, und zwar von denselben Gegenden, wie den oben angeführten, behandelt. Der Effekt wurde aber stets derselbe — eine immer ganz typische Reaktion, wodurch sich eben nur der Darminhalt, bzw. das Filtrat *ante os*, oft ins prächtigste Blau tingierte. Andere Elemente verblieben aber ganz ungefärbt. Es ist schon hieraus ersichtlich, dass die Eisenimprägnation des braunen Detritus durchaus eine natürliche Realität darstellen muss und nicht etwa später durch die gebrauchten Konservierungsmittel (Alkohol bzw. Formaldehyd) herbeigeführt werden könnte. Um aber die Kraft einer derartigen Einwirkung ganz zu beseitigen, habe ich mehrmals auch die Reaktion in der Weise vorgenommen, dass die Probe sofort nach deren Einsammlung nicht mit dem sonst gebrauchten Konservierungsmittel versetzt wurde, sondern vielmehr direkt in die erste Flüssigkeit der Berlinerblauprobe (Ferrocyankalium 2%) niedergebracht war. Beim Zufügen von Salzsäure 5% trat indessen auch unter diesen Vorbedingungen die Reaktion glatt ein. — Die gelbbraune Farbe des staubfeinen Detritus rührt indessen nicht nur von dem Gehalt an dreiwertigem Eisen her. Auch die braunen Farbstoffe der humifizierten Pflanzensubstanz der Umgebung müssen hierbei eine gewisse Rolle



spielen. Es ergibt sich dies u. a. daraus, dass die betreffende Farbe des im Zentrifugate bzw. im Darminhalt massenhaft vorhandenen Detritus unter keinen Umständen bei Anwendung von noch so konzentrierten Salzsäure völlig aufgelöst werden kann, was aber mit Salpetersäure sehr leicht herbeizuführen ist.

Aus dem gesagten ergibt es sich also, dass wir jedenfalls mit vier Arten des staubfeinen Detritus zu rechnen haben: erstens der ganz hyaline, welcher auf Eisen nicht reagiert, zweitens der nur wegen Eisenadsorption gebräunte, drittens der wegen Humifikationserscheinungen ins braun gefärbte und viertens endlich eine Kombination dieser zwei letztgenannten Typen. Wahrscheinlich stellt eben der erstgenannte die beste Nahrung dar. Er ist auch ganz besonders fein granuliert und scheint schon deshalb als Nährstoff besser geeignet. Die Bräunung des feinen Detritus geht übrigens mit der Intensität der Wasserfarbe einigermaßen parallel, so dass in den tiefbraunen Humusgewässern — wo auch die Dybildung sich in ausgeprägter Weise vollzieht — stets auch die Entomostraceen einen tiefbraunen Darminhalt aufweisen, der sich beim Durchführen der Berlinerblauprobe in das prächtigste Blau färbt. In den fast farblosen Gewässern der Urgebirge, die nur einen schwachen Einfluss des Humuswassers erkennen lassen, zeigt auch das Entomostraceenplankton einen nur sehr schwach gelben Darminhalt, der an  $\text{Fe}^{\text{III}}$  auch nur sehr schwach reagiert. Zwischen diesen Extremen zieht die lange Reihe der immer mehr abnehmenden Humusfarbe des Wassers, welche stets mit einer immer minder ausgesprochenen Bräunung des Darminhalts der Entomostraceen bzw. einer regelmässig hiermit abnehmenden Bläuung beim Durchführen der Berlinerblauprobe korreliert. Auch wenn der Detritus in einer hauptsächlich rotbraunen Form vorliegt, findet sich indessen stets ein gewisser Gehalt an dem hyalinen Detritus. Es lässt sich dies leicht durch Untersuchen des Filtrats ante os nachweisen.

Je länger der staubfeine Detritus in freiem Wasser verweilt, um so stärker wird er wahrscheinlich mit Eisenverbindungen imprägniert, wodurch sein Nährwert gewiss auch niedergesetzt wird. Das nach Boden gelangte und dort als Dy abgelagerte eisenreiche Sediment stellt deshalb das Alterstadium des Detritus unserer Humusgewässer dar; das Jugendstadium wird aber von der soeben in die pelagischen Region ausgeschwemmten bzw. ebenda infolge Koagulationserscheinungen entstandenen feinkörnigen grauen oder fast hyalinen Masse repräsentiert. Dem letztgenannten Typus ist auch aller Wahrscheinlichkeit nach ein guter Nährwert beizumessen, er ist ein »guter« Detritus. Eben so schlecht ist allerdings gewiss der erstgenannte — eine Tatsache, die schon aus der bekannten Armut der Bodenfauna unserer Humusgewässer ohne weiteres als biologisch erwiesen zu betrachten ist. Hierüber vergl. man übrigens näher bei E. NAUMANN 1917 a.

Die Produktionsbiologie der Humusgewässer bietet nach den hier gemachten Auseinandersetzungen somit ein ziemlich paradoxes Bild dar: das Zooplankton ist bisweilen sehr reichlich entwickelt — die Produktion an Cladoceren allein kann tausende pro Liter betragen. Das gesamte Phytoplankton, also die Ernährung über-

haupt, zeigt nicht desto weniger eine ganz ausgesprochen arme Produktion — ohne weiteres durch die wüste klargelbe Eigenfarbe des Wassers indiziert — und die Bodenfauna erreicht nur eine besonders arme Entwicklung. Diese verschiedenartigen Seiten des Produktionsbildes — die ja übrigens beim ersten Ansehen jeden Gedanken auf eine Korrelation auszuschliessen scheinen — sind indessen unseres Erachtens jetzt ohne weiteres nach der von uns hier dargestellten Ökologie der Humusgewässer in einem Griff erklärlich. Stellen wir nämlich die Hauptpunkte derselben in Anbetracht der Produktionsbedingungen des tierischen und des pflanzlichen Planktons kurz zusammen, so ergeben sich die folgenden Hauptpunkte:

1. Das Phytoplankton überhaupt kann sich wegen des mineralstoffarmen Wassers nur kümmerlich entwickeln. Die reichlich vorhandene, organische Substanz liegt auch jedenfalls z. T. in einer für die Pflanzen ganz unbrauchbaren (kolloiden bzw. zumal ausgeflockten) Form vor. Wahrscheinlich wird ein beträchtlicher Teil der im Wasser vorhandenen Elektrolyten durch hiermit in Verbindung stehende Sorptions- bzw. Koagulationsvorgänge in Beschlag genommen und somit der Pflanzenwelt entzogen. Hierdurch wird das Mineralstoffminimum des Humuswassers noch schlimmer — besonders die Phosphorsäure kann oftmals in freiem Wasser völlig fehlen; vergl. z. B. KNAUTHE l. c. 1907, S. 35 — und somit die Produktion an Phytoplankton noch mehr begrenzt. Es tut dann wegen des Minimumgesetzes selbstverständlich in entgegengesetzter Richtung nichts, ob es wirklich unter den gelösten organischen Substanzen auch für die Pflanzen ausnutzbare Nährkörper gibt.

2. Das Zooplankton der Humusgewässer hat zu seiner Verfügung einen reichlichen Gehalt an einem feinen allochthonen Detritus, dessen Nährwert durch die unter 1. angedeuteten Prozesse noch weiter steigt. Was somit die Entwicklung des Phytoplanktons in nachteiligster Weise beeinflusst, zeigt sich für das Zooplankton als eine ausgesprochen produktionssteigernde Realität. Um eine Abhängigkeit zwischen Phyto- und Zooplankton kann also hier gar nicht gesprochen werden: das eine ist stets arm entwickelt, das andere kann gleichzeitig luxurieren. Selbstverständlich kann indessen unter rein natürlichen Verhältnissen niemals von einer theoretisch gesehen wirklich durchgeführten Detritusernährung die Rede sein, denn der Fall eines völligen Fehlens an Nanoplankton kann ja niemals in der Natur vorliegen. Soviel ist aber sicher, dass die Nährpflanzen mehrenteils im Vergleich mit dem allochthonen Detritus eine ganz besonders geringfügige Rolle spielen. Nicht desto weniger zeigt das Entomostraceenplankton auch unter den Extremen dieser Verhältnisse — also bei einer praktisch gesprochen vollständig durchgeführten Detritusernährung — oft einen vorzüglichen Nährzustand, u. a. durch eine sehr reichliche Fettproduktion indiziert. Dieselbe ist somit gar nicht — wie es sich z. B. WESENBERG-LUND (1910) die Sache vorstellt — immer von einer reichlichen Diatomeenproduktion abhängig, sondern kann sogar bei einer praktisch gesprochen vollständig durchgeführten Detritusernährung zustande kommen.

3. Die Bodenfauna ist nur auf den Detritus als Nahrung hingewiesen. Sie erhält aber hier keinen Zuschuss an dem guten planktogenen Detritus, der in den mit Rücksicht auf Plankton hochproduktiven Gewässern nach meinen Untersuchungen von einer hierbei gerade ausschlaggebenden Bedeutung sein dürfte. Es erfolgt zwar hier eine reichliche Sedimentation aus dem allochthonen Detritus von der pelagischen Region. Wahrscheinlich infolge einer mit der Sedimentation verbundenen Eisenanreicherung geht aber sein ursprünglicher Nährwert hierbei sehr zurück, weshalb der bodengefällte Detritus im Gegensatz zu dem pelagisch auftretenden unter den gegebenen Bedingungen nur als eine sehr schlechte Nahrungsquelle zu betrachten ist. Eben deshalb zeigt auch die Bodenfauna der Humusgewässer eine nur sehr kümmerliche Entwicklung. Das Fehlen einer morphologisch nachweisbaren Mikroorganismenwelt im Schlamm der betreffenden Gewässer ist auch sehr auffallend.

Es sind dies also, rein ökologisch beurteilt, die Grundlagen des Stoffhaushaltes der Humusgewässer überhaupt. Wie ersichtlich zeigt sich die Produktion an Zooplankton mit dem Gesanthaushalt der betreffenden Gewässer überhaupt als ganz intim verbunden. Obgleich wir hier hauptsächlich den Spezialfall des Erstergenannten klarzulegen gewünscht haben, so ist es uns doch selbstverständlich auch als angebracht erschienen, dasselbe auch als Element eines ökologischen Totalbildes unserer Humusgewässer einzufügen.

Kehren wir aber jetzt zu den Fragen über die chemische Beschaffenheit des vielbesprochenen feinen Detritus zurück. Um davon eine Vorstellung zu erhalten, so scheint es uns wegen der schon mehrmals angedeuteten komplizierten Sorptions- und Ausflockungsprozesse im Wasser für unsere Aufgaben zweckmässig, eben einige Analysen der gesamten aus dem Wasser ausfällbaren Humusstoffe anzuführen. Über die chemische Beschaffenheit derselben hat besonders O. ASCHAN — und zwar in seinen geistvollen Studien über die Humusstoffe der nordischen Binnengewässer (1906) — wertvolle Mitteilungen gemacht, von denen ich hier einige für uns prinzipiell wichtige Tatsachen anführen möchte. ASCHAN's Arbeit ist reich an neuen Gedanken und überhaupt sehr anregend geschrieben, weshalb sie eine nähere Kenntnis gerade von Seiten der Limnologen eigentlich verdienen sollte. Dass sie zwar nunmehr wegen der regen Wirksamkeit auf den hierhergehörigen Gebieten in mehreren Hinsichten in Anbetracht chemischer Einzelheiten nicht mehr ganz modern sein dürfte, ist aber für die Aufgaben, die wir uns hier gestellt haben, ganz ohne Bedeutung. Es kommt ja nämlich für uns nur auf einen ungefähren Kenntnis der chemischen Physiognomie der *Gesamtmenge* der aus dem Wasser ausfällbaren Humusstoffe an, ohne Rücksicht auf die Form, wie sie im Wasser vorliegen — ob aufgeschwemmt, kolloid oder wirklich gelöst. Denn der staubfeine Detritus dürfte eben in chemischer Beziehung so zu sagen einen Querschnitt dieser Realitäten darbieten.

Nach den von ASCHAN l. c. mitgeteilten Analysen ist der Gehalt finnländischer Humusgewässer an organischer Substanz, d. h. hier eben an Humusstoffen verschiedener

Art sehr beträchtlich. Als Mittel für die grösseren Flüsse Finlands wird z. B. die Zahl 20 mg pro Liter angeführt, eine Ziffer, die aber für Seen oft ganz beträchtlich überschritten wird. Es finden sich sogar Humusgewässer dieses letzteren Typus mit einem Gehalt an organischen Stoffen von nicht minder als 65 mg pro Liter; als Minimum wurde dort ein Gehalt von 20.8 mg pro Liter gefunden. Es sind dies durchaus im Vergleich mit den Befunden im Süßwasser anderen Typus bzw. in der Hochsee ganz beträchtlich hohe Werte. Über die prozentische Zusammensetzung des Gesamthumusstoffes in bezug auf C, H, N und O gibt ASCHAN folgende tabellarische Darstellung, l. c. S. 75.

*Zusammenstellung von Analyswerten der Humusstoffen einiger Gewässer Finlands.*

L o k a l	C %	H %	N %	O %
1. Fluss Vanda, nicht filtriert I .....	47.11	4.80	2.20	45.89
2. „ „ „ „ II.....	46.87	4.42	2.29	46.42
3. Kalaton See I .....	54.10	3.86	2.32	39.72
4. „ „ „ II.....	52.94	4.09	1.90	41.07
5. Lojo See .....	44.99	5.05	2.07	47.89
6. Myllylampi See, Lojo.....	52.03	4.98	4.23	38.76
7. Ukonlampi See, in Rautalampi ...	48.98	4.24	2.88	43.90
8. Heinälampi See, in Rautalampi ...	46.19	4.42	1.46	47.93

Die Humusstoffe erhalten somit Kohlenstoff, Sauerstoff und Wasserstoff in einer Kombination, die an die Struktur hochmolekularer Kohlenhydraten erinnern. Der Gehalt an Stickstoff — bis zu ca. 4,23 % — ist beträchtlich und dürfte nach den Auseinandersetzungen ASCHANS »von dem Vorkommen einer wahrscheinlich nicht besonders umgewandelten Albuminatsubstanz abhängen«. Auch der Gehalt an Phosphor (bis zu 0,41 %) hängt nach ASCHAN von organischen Verbindungen ab, ebenso wie wahrscheinlich der oft, aber nur in Spuren, nachgewiesenen Schwefel.

Es ergibt sich aus dieser Zusammenstellung über die chemische Beschaffenheit der Humusstoffe, dass sie in qualitativer Hinsicht ohne weiteres als ein ganz geeignetes Nahrungsmaterial für das Zooplankton aufzufassen sind. Deren Quantität ist weiter eine ganz beträchtliche.<sup>1</sup> Wenn sie auch z. T., als in dem Wasser wirklich gelöst, vielleicht für die Nahrungsaufnahme der Entomostraceen nicht in der Frage kommen können, so erübrigt sich doch hierfür eine ganz beträchtliche, wenn auch bis jetzt noch nicht quantitativ übersehbare Menge der ausgeflockten Humusstoffe. Es liegt aber auf der Hand, dass wir dies noch nicht weiter in quantitativer Hinsicht ausführen können; denn einerseits fehlt noch jede Kenntnis über den verschiedenen Dispersitätsgrad der Humusstoffe unserer Binnengewässer, andererseits aber

<sup>1</sup> Als Belag hierzu kann z. B. die Tatsache angeführt werden, dass ein Gehalt an 20 mg. pro Liter von organischer Substanz z. B. einer Produktion an Nanoplankton der Grössenklasse 10  $\mu$  (sphärischen Bautypus) von nicht weniger als 1,000 Ind. pro Kbcm. entspricht. Derartige Frequenzzahlen sind allerdings für die Seen der Humusgebiete unserer Urgebirge ganz undenkbar, werden aber in den phytoplanktonreicheren Gewässern der Ebene oft zumal beträchtlich überschritten.

auch jede experimentelle Auseinandersetzung betreffs der von den Entomostraceen überhaupt als ausnutzbar zu betrachtenden Dispersitätsklassen. Es sind dies Probleme einer in mehrfachen Beziehungen ganz tief einschneidenden Bedeutung, deren nähere Auseinandersetzung der Zukunft vorbehalten werden muss. Wir hoffen selbst später einige hierher gehörige Fragen in Angriff nehmen zu können. Für die der Hauptsache nach rein ökologischen Aufgaben, die wir uns hier gestellt haben, mag aber die vorliegende, nur in qualitativer Richtung durchgeführte Auseinandersetzung genügen. Schon hierdurch ist unseres Erachtens die Ökologie der Humusgewässer ganz wesentlich nach neuen Seiten hin ausgebaut worden, wodurch auch, wie wir hoffen, der Grund für spätere und mehr detaillierte Untersuchungen gelegt worden ist. Sie müssen dann teils experimentell im Laboratorium, teils aber auch unter Anwendung der Methoden der quantitativen Planktonforschung im Felde weiter geführt werden. Ehe sie aber überhaupt in Angriff genommen werden können, sind aber eine Reihe Probleme vor allem chemischer Art klarzulegen. Erst wenn eine derartige Grundlage geschaffen ist, dürfte es deshalb ermöglicht sein, das Gesamtproblem des Stoffhaushalts unserer Humusgewässer in wirklich quantitativer Weise näher zu behandeln. Z. Zeit fehlt indessen jede Kenntnis dieser für alle weiteren biologischen Erörterungen erforderlichen Voraussetzungen. Deshalb auch die Ursache, weshalb wir uns hier auf eine rein qualitative Auseinandersetzung begrenzt haben.

## VI. Versuch einer ökologischen Übersicht der Ernährungstypen des limnischen Zooplanktons überhaupt bzw. in seiner Stellung im Gesamtbetrieb des Süßwassers.

Nach den im vorigen gelieferten Auseinandersetzungen wollen wir es jetzt versuchen, die anfangs gestellte ökologische Frage jedenfalls in grossen Zügen zu beantworten, d. h. in bezug auf die Nahrungsquellen des Entomostraceenplanktons unserer Seen einige verschiedenartige Gewässertypen mit den davon abhängigen Ernährungstypen aufzustellen. Soll indessen eine derartige Übersicht wirklich eine grössere allgemeine Bedeutung erreichen können, so muss sie selbstverständlich so vielseitig wie es dies überhaupt möglich ist kombiniert werden, d. h. gerade in einem Griff dem Zusammenhang zwischen geographischer und geologischer Lage der Gegend, biologischer Art bzw. der sonstigen Beschaffenheit der Gewässer und endlich dem Ernährungstypus des Entomostraceenplanktons im Vergleich mit dem Gesamtstoffhaushalt des Wassers, Rechnung zu tragen. Nur in dieser Weise dürfte eine derartige Übersicht von ökologischen Gesichtspunkten aus eine grössere Brauchbarkeit für die Limnologie erreichen können. — Indem wir der Hauptsache nach nur die in unserem eigenen Land auftretenden Seentypen — die allerdings binnen gewisser Grenzen sicher auch eine ganz kosmopolitische Verbreitung aufzuweisen haben — berücksichtigen, dürfte der besprochenen Übersicht ungefähr folgendes Aussehen gegeben werden können.

### 1. Seen, reich an Phytoplankton nebst organischem Peritriton einer vorwiegend planktogenen Herkunft.

Verbreitung des Seentypus: Seichtere Gewässer nährstoffreicherer Gebiete, mit einer nicht zu tiefen sommerlichen Mitteltemperatur (über 16° C.). Sind z. B. für das Flachland Nord- und Mitteleuropas sehr charakteristisch. Das Vorkommen des betreffenden Typus ist somit rein ökologisch und zwar in erster Hand nutritionsphysiologisch begrenzt; vergl. E. NAUMANN l. c. 1917 a. Von älteren Autoren ist dieser phytoplanktologisch nur ganz ökologisch zu charakterisierende Typus indessen als Vertreter einer besonderen baltischen »Region« angeführt; s. WESENBERG-LUND 1908. Phytoplanktologisch gesehen kann aber nach dem gesagten eine derartige »Region«-Einteilung im ursprünglichen Sinne nunmehr selbstverständlich nicht weiter aufrecht gehalten werden.

Ökologie des Phytoplanktons. Wegen der von der geologischen Aufbau dieser Gegenden abhängigen Chemie des Wassers — reich an Elektrolyten bzw. auch an agiler organischer Substanz — erreicht das Phytoplankton hier eine sehr hohe Entwicklung. Vegetationsfärbungen sind deshalb überhaupt für den genannten Seentypus sehr charakteristisch. Die reiche Produktion an Phytoplankton bedingt einen hohen Gehalt des Wassers an planktogenem Detritus.

Typus der Ernährung des Zooplanktons bzw. der Darmstruktur der Cladoceren: Es besteht das nährnde Filtrat überwiegend aus mehr oder minder ausgesprochen unversehrten Algen in Kombination mit den leicht kollabierenden Flagellaten bzw. mit Peritripton einer vorwiegend planktogenen Herkunft. Die beiden erstgenannten zeigen sich im Darminhalt als eine grünefärbte, z. Teil (Algen) auch morphologisch intakte Masse; das Peritripton zeigt aber mehrenteils eine sehr feinkörnige Struktur von *grauer* Farbe. — Bläuung beim Durchführen der Berlinerblauprobe tritt überhaupt nicht bzw. nur sehr geringfügig ein. — Die Produktion an Zooplankton ist somit hier von dem Phytoplankton direkt abhängig, wenn auch oft in einer ganz indirekten Weise, indem das Phytoplankton wahrscheinlich minder an und für sich als vielmehr eben als Detritusproduzent — und zwar teils durch Produktion von im Wasser später ausflockenden Assimilaten, teils aber auch erst beim ihren Absterben — von einer grundlegenden Bedeutung wird.

Die Bodenfauna ernährt sich nach unseren Beobachtungen über die unter diesem Typus einzubringenden Seen vorwiegend von bodengefälltem Plankton bzw. von dem unter der pelagischen Region sedimentierten feinsten planktogenen Detritus. Sie zeigt im allgemeinen eine beträchtliche Produktion. — Auch der litorigene Detritus ist hierbei — zum Teil schon für das Plankton — oft von einer einschneidenden Bedeutung.

Der Gesamtstoffwechsel hängt somit hier in erster Hand von der hohen Produktion der pflanzlichen Ernährung ab, deren Bedeutung aber besonders als Produzenten eines guten Detritus in erster Hand zu erklären sein dürfte. Die verschiedenartigen Produktionen (an Phyto- bzw. Zooplankton bzw. an der Bodenfauna) korrelieren gut mit einander.

## **2. Seen, arm an Phytoplankton bzw. planktogenen Detritus, reich an allochtonem Peritripton.**

Verbreitung des Seentypus: Vor allem in den überhaupt nährstoffarmen Gegenden der kalkarmen Urgebirge weit verbreitet. In termischer Beziehung oft mit dem unter 1 angeführten Seentypus übereinstimmend, woraus es sich somit ohne weiteres ergibt, dass deren Verbreitung nur ökologisch und zwar aus ernährungsbiologischen Ursachen geregelt wird. Der Typus, welcher vor allem in den Urgebirgsgegenden Nordeuropas weit verbreitet ist, wird am besten nach ASCHAN kurz als der der »Humusgewässer« bezeichnet. Es ist dies selbstverständlich nur ein Teilbegriff des phytoplanktonökologisch definierten »nordeuropäischen« Seentypus, der z. B. auch die klaren Urgebirgsseen einfasst. Vergl. E. NAUMANN l. c. 1917 a.

**Ökologie des Phytoplanktons:** Die mineralogische Beschaffenheit des Urgebirges bedingt eine ausgespochene Armut des Wassers an Elektrolyten, womit indessen mehrmals eine Aureicherung einer pflanzenbiologisch ganz inagilen organischen Substanz korreliert. Die Produktion an Phytoplankton ist deshalb hier eine ganz geringe: Vegetationsfärbungen fehlen im grossen und ganzen völlig. Von der spärlichen Entwicklung des Phytoplanktons hängt auch der hier ganz unbedeutliche Zugang des guten planktogenen Detritus im Wasser ab. Von der chemischen Beschaffenheit des Wassers bzw. dessen Umgebungen ist aber ein reicher Gehalt an dem vielbesprochenen allochtonen Detritus abhängig.

**Typus der Ernährung des Zooplanktons bzw. der Darmstruktur der Cladoceren.** Es besteht das nährnde Filtrat überwiegend aus dem feinsten Detritus; Gehalt an Algen bzw. Flagellaten mehrenteils sehr gering. Im allgemeinen zeigt somit der Darminhalt eine mehr oder minder intensiv gelbbraune, feinkörnige Masse mit einer im allgemeinen nur unbedeutlichen Beimischung geformter Algen bzw. eines planktogenen Detritus. — Der aus dem Detritus gebildete gelbbraune Darminhalt zeigt beim Durchführen der Berlinerblauprobe eine entsprechende Bläuung. — Wegen des grossen Gehalts an organischem Peritripton zeigt das Zooplankton oft eine üppige Entwicklung; eine Abhängigkeit zwischen Phyto- bzw. Zooplankton lässt sich nicht nachweisen.

Die Bodenfauna entbehrt hier den planktogenen Detritus. Da weiter der allochtone Detritus während der Sedimentation infolge Eisenanreicherung immer mehr an Nährwert einbüsst, kann die Bodenfauna unter diesen Umständen nur eine kümmerliche Entwicklung erreichen.

Der Gesamtstoffwechsel wird hier in erster Hand durch die Disharmonie in der Korrelation der Produktionen charakterisiert: die Bodenfauna ist stets arm, das Zooplankton aber oft — bei Seite eines stets geringproduktiven Phytoplanktons — reichlich entwickelt. — Ernährungsphysiologisch gesprochen stellen somit die Humusgewässer einen mit Rücksicht auf ihr Zooplankton ganz auffallend abhängigen Lebensbezirk dar; vergl. übrigens hierzu PÜTTER l. c. 1909.

### 3. Seen, arm an Phytoplankton ebenso wie an organischem Peritripton jeglicher Art.

**Verbreitung des Seentypus:** Es gehören hierher im grossen gesehen tiefere Gewässer überhaupt, ganz unabgesehen von ihrer geographischen Lage. Von seichteren Gewässern sind hierher zwei verschiedene Kategorien einzureihen: einerseits seichtere arktische bzw. alpine Seen, anderseits auch die seichteren klaren und farblosen (also nicht humusreichen) Urgebirgsgewässer temperierter Gegenden.

**Ökologie des Phytoplanktons.** Die Produktion zeigt sich aus thermischen bzw. ernährungsbiologischen Faktoren (oft kombiniert), mehrenteils ziemlich begrenzt. Gehalt an planktogenem Detritus unter diesen Umständen von einer nur ziemlich geringen Bedeutung.

**Typus der Ernährung bzw. der Darmstruktur des Zooplanktons:** Es besteht das nährnde Filtrat hier aus einer quantitativ oft unbedeutlichen



Kombination von Algen bzw. Peritripton. Der Darm erscheint deshalb hier — nach meinen Erfahrungen von den klaren Urgebirgsgewässern Südschwedens zu beurteilen — oft nur sehr locker, etwas diskontinuierlich gepackt und zeigt dadurch oft einen ganz auffallenden Gegensatz zu den oben besprochenen Typen 1 und 2, wo fast stets ein kontinuierlich und dicht gepackter Darminhalt zu ermitteln ist. Im Gegensatz zu den genannten Typen 1 und 2 zeigt sich somit hier oft schon beim ersten Anblick in ganz auffallender Weise das Minimum der geformten Nahrung.

Die Bodenfauna hat allerdings auch in diesem Falle nur verhältnismässig wenig von dem planktogenen Detritus zur Verfügung. Da indessen die Sedimentierung desselben bzw. des anderartig herzuleitenden Detritus in diesem Fall nicht konsequent mit einer Denaturierung desselben — wie es für den Typus 2 dies der Fall ist — verknüpft werden kann, so ist es doch deshalb ersichtlich, dass die detritusernährte Bodenfauna hier eine ziemlich hohe Entwicklung dürfte erreichen können — jedenfalls z. B. in den klaren Urgebirgsgewässern unvergleichbar höher, als dies in den Humusgewässern ermöglicht ist.

Der Gesamtstoffwechsel dieser Seentypen zeichnet sich somit im grossen und ganzen durch eine geringfügige Produktion des Gesamtplanktons an. Die mehrenteils gerinfügige Produktion ist hier in bezug auf Phyto- und Zooplankton eine harmonische; vergl. Typus 1 bzw. 2. Es ist aber wahrscheinlich, dass die Bodenfauna hier mit der allgemeinen Produktionsarmut des freien Wassers nicht immer korreliert.

Der vorstehenden, nur in ihren aller grössten Zügen entworfenen Übersicht kann selbstverständlich nur der Wert einer ersten Orientierung auf dem Gebiet zuerkannt werden, dürfte aber jedenfalls eine ökologische Klarlegung der verschiedenen Ernährungstypen in ihren ersten Grundlagen ermöglichen und somit auch als ein sicherer Ausgangspunkt mehr detaillierter Studien in verschiedenen Richtungen hin gebraucht werden können. Zwar fusst sie in erster Hand nur auf Spezialuntersuchungen in ziemlich begrenzten Gebieten, dürfte aber wegen der hierbei klargelegten prinzipiellen Fragen bzw. in Kombination mit dem früher Bekannten tatsächlich auch einen gewissen Grad der Allgemeingültigkeit — jedenfalls für die gewöhnlichsten Seentypen des baltischen bzw. nordeuropäischen Gebietes — darstellen können. Allerdings führt sie z. T. auch nur den Charakter als die theoretische Unterlage eines mehr vollständigen Untersuchungsprogrammes, dessen weitere Bearbeitung vor allem in chemischer bzw. biologisch-quantitativer Richtung hin durchzuführen ist.

## Schlusswort.

In der vorliegenden Abhandlung haben wir zum ersten Mal die jedenfalls unter gewissen Voraussetzungen ganz dominierende Bedeutung des staubfeinen Detritus im Stoffhaushalt des Süsswassers erwiesen<sup>1</sup>. Unsere Kenntnis von den zur Verfügung stehenden Quellen der *geformten* Nahrung im Wasser ist dadurch jedenfalls für gewisse Gewässertypen beträchtlich erweitert. Die Frage nach der Bedeutung der verschiedenen Arten der geformten Nahrung ist aber auch einer nicht unwesentlichen Revision unterzogen worden. Wir haben es ja nämlich erwiesen, dass die früher für das Süsswasser überhaupt als ganz ausschlaggebend aufgefasste Produktion an Phytoplankton im grossen und ganzen an und für sich aller Wahrscheinlichkeit nach nur eine verhältnismässig geringfügige Rolle spielt, indem sie vielmehr der Hauptsache nach indirekt und eben als Detrituslieferant eine übrigens nur unter gewissen Umständen grundlegende Bedeutung erreicht. Der staubfeine Detritus organogener, aber einer sonst wechselnder, gar nicht immer planktonischer Herkunft, ist hiermit in den Vordergrund des ernährungsbiologischen Problems getreten und die hierher angeknüpften Fragen sind somit hiernach unseres Erachtens als der eigentliche Kernpunkt in der Diskussion über den Stoffhaushalt des Süsswassers überhaupt zu betrachten.

Es ist aus den von uns hier gelieferten Auseinandersetzungen ersichtlich, dass die Quellen der geformten Nahrung im Süsswasser jedenfalls unter gewissen Voraussetzungen in der Tat weit beträchtlicher sind, als dies früher einmal geahnt werden könnte. Die Verhältnisse der Humusgewässer sind hierbei u. E. von einer grossen prinzipiellen Bedeutung. Auf Grund derartiger Tatsachen scheint es uns auch begründet, wenn wir am Schluss unserer Erörterungen über die Ernährungsbiologie des limnischen Zooplanktons bzw. über den Stoffhaushalt des Süsswassers überhaupt die Frage aufstellen, ob sich hieraus irgend einige neue Gesichtspunkte

---

<sup>1</sup> In der marinen Biologie ist eine derartige Auffassung betreffs der Ernährungsphysiologie der Bodenfauna schon früher (l. c. 1911, 1914) von C. G. JOH. PETERSEN und seinen Mitarbeitern begründet. — Über die Bedeutung des organischen Peritriptions für die Ernährung des Haliplanktons fehlt indessen noch jede Kenntnis. Überhaupt stellt das ernährungsbiologische Problem des letztgenannten noch eine sehr unklare Frage dar, welche deshalb auch einer tiefgehenden Revision sehr benötigt.

auch in der von PÜTTER zuerst gestellten Frage betreffs der ungeformten Nahrung abwinnen lassen.

Schon einleitend haben wir allerdings in den Fragen der PÜTTER'schen Theorie bemerkt, dass sie z. Z. von den Gesichtspunkten der Limnologie weder als endgültig erwiesen noch als unhaltbar zu betrachten ist. Die definitive Auseinandersetzung der ganzen Frage — jedenfalls in bezug auf ihre limnologische Bedeutung — hängt aber von neuen experimentellen Untersuchungen ab. Planktologische Studien in der freien Natur können hier nichts endgültiges leisten, wenn sie auch in mehrfachen Hinsichten zu einer vielseitigeren Auseinandersetzung der Frage beitragen können. Einige derartige Gesichtspunkte sind u. E. auch den von uns durchgeführten Untersuchungen zu entwinnen. Wir werden deshalb hier am Schluss unserer Arbeit derselben eine ganz kurze Erörterung widmen.

Blickt man geschichtlich auf die Literatur über den Stoffhaushalt des Zooplanktons zurück, so ergibt es sich, dass anfangs besonders der ernährungsbiologischen Bedeutung der *grösseren Algen* — dem Netzplankton angehörend — einige Aufmerksamkeit entgegengebracht wurde. Erst viel später wurde das im Vergleich hiermit unvergleichbar bedeutungsvollere *Nanoplankton* aus Algen und Flagellaten erkannt. Der *Detritus* taucht allerdings schon sehr früh in der Diskussion auf, wurde aber in der Hauptsache kaum anders als ein deckender Ausweg benutzt, wenn man nichts bestimmtes auffinden bzw. aussagen könnte. Ein kritischer Begriff desselben existierte aber noch nicht. Wir glauben indessen mit unseren Untersuchungen hier einen derartigen zum ersten Mal in der Limnologie geliefert zu haben. Durch unsere diesbezüglichen Studien ist es aber auch gezeigt worden, dass die tierischen Organismen des Limnoplanktons eben diese allerfeinsten Schwebekörper z. T. in so ausgiebiger Weise von dem Wasser abfiltrieren können, dass sie oft genug — wegen ihrer unter gewissen Umständen weit grösseren Frequenz als deren der Algen und Flagellaten — eben die Hauptmasse der aufgenommenen Nahrung darstellen. Das kleinste, früher eigentlich durchaus übersehene Element des Gesamtsestons — das organische Peritripton — hat sich somit nunmehr als das in der Tat unvergleichbar bedeutungsvollste gezeigt, während anderseits aber die grösseren, früher wohl bekannten und hoch geschätzten Elemente beim näheren Nachsehen fast jede Bedeutung für den Gesamtstoffhaushalt der Gewässer verlieren.

Es hat sich somit im Lauf der Forschung auch auf diesem Gebiet eine ganz ausgesprochene Umwälzung der anfangs erreichten Werte vollzogen. Die Evolution in bezug auf diese Anschauungen ist allerdings hier eine ganz graduelle gewesen. Ist sie aber jetzt als beendet zu betrachten oder wird sie uns vielleicht noch weiter führen?

Diese Frage scheint auf Grund der vorliegenden Untersuchungen jedenfalls in aller Kürze eine weitere Auseinandersetzung zu verdienen. Ehe wir aber darauf näher eingehen, dürfte es aber zweckmässig sein, als Grundlage der folgenden Erörterungen die für verschiedene Zwecke disponiblen Nährquellen des Wassers in einer ganz schematischen Übersicht darzustellen. Ihr kann wohl dann die folgende Form gegeben werden:

### Die Nahrungsquellen des Wassers.

Die belebten Nährstoffe des Wassers		Die unbelebten Nährstoffe des Wassers		
Über $2\mu$	Unter $2\mu$	Grobe Dispersionen	Kolloide	Echte Lösungen
Vor allem das autotrophe Nanoplankton einschliessend.	Vor allem das bakterielle Nanoplankton einschliessend.	Über $0,1\mu$	$0,1-0,001\mu$	Minder als $0,001\mu$
		Die Hauptmasse des feinen Detritus ausmachend.		Stellen die Pflanzennahrung dar — also als die eigentliche Ernährung des Wassers s. str. zu betrachten.
Stellen die Tiernahrung dar. Deren Bedeutung gipfelt wahrscheinlich im Bereich der groben Dispersionen, wo eben das Peritripton bei einer Grössenstufe von $1-2\mu$ seine höchste Entfaltung zu erreichen scheint.				

Bisher wurde somit von diesen Nährkörpern eben der Grössenklasse über  $2\mu$  — und zwar vor allem das autotrophe Nanoplankton einer Grössenklasse von  $10-20\mu$  einschliessend — eine ausschlaggebende Bedeutung für die Ernährung des tierischen Zooplanktons zuerkannt. Nach den jetzt vorliegenden Untersuchungen kann aber diese Auffassung nicht mehr aufrecht gehalten werden. Vielmehr ist jetzt die ausgiebigste Nahrungsquelle — gewisse leicht kollabierende Nanoplanktonten abgesehen — eben im Bereich der groben Dispersionen der unbelebten Nährkörper zu suchen. Wir müssen dies jetzt als eine erwiesene Tatsache betrachten.

Die von PÜTTER aufgestellte Theorie geht aber bekanntlich viel weiter, indem ja nämlich nicht den überhaupt geformten sondern vielmehr eben den ungeformten Nährstoffen des Wassers eine ausschlaggebende Bedeutung beizumessen wäre. Allerdings erscheint der Schritt zwischen diesen beiden Realitäten beim ersten Ansehen ganz gewaltig zu sein und über eine glaffende Diskontinuität zu führen. Der staubfeine Detritus stellt aber gewissermassen das vermittelnde Gelenk zwischen der in alter Bedeutung der Worte geformten und der ungeformten Nahrung dar. Zwar scheint das Peritripton seine Hauptentfaltung eben in der Gruppe der groben Dispersoiden des Wassers zu erreichen, bietet aber besonders in der Richtung gegen unten hin eine so sehr beträchtliche Grössenfluktuation dar, dass unseres Erachtens auch die praktische Möglichkeit einer grösseren ernährungsbiologischen Bedeutung der gröberen Kolloiden nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen ist. Somit rücken wir in dieser Weise immer mehr nach unten in dem Dispersitätssystem herab. Teoretisch genommen ist hier selbstverständlich jede willkürliche Begrenzung in Anbetracht der ausnutzbaren Nahrung ganz und gar unmöglich. Wo aber die Grenze in praktischer Beziehung zu verlegen ist, darüber lässt sich noch nichts aussagen.

Ob sie wirklich noch weiter als wir hier nachgewiesen haben zu strecken ist, dass ist allerdings unseres Erachtens noch eine ganz offene Frage, die fortwährend auf ihre experimentelle Auseinandersetzung wartet. Unter allen Umständen dürfte sie nicht ohne weiteres als »unmöglich« betrachtet werden. Soll deshalb die Theorie von PÜTTER in einwandfreier Weise — also experimentell — näher geprüft werden, so ist aber selbstverständlich hierbei in erster Hand eben auf den ganz verschiedenartigen Dispersitätsgrad der Nährlösungen — ob als wirklich gelöst,

kolloid oder zumal als ausgeflockte Kolloiden ein wirkliches Peritripton darstellend — zu achten. Dies ist aber bis jetzt nicht der Fall gewesen. Mit unserem Nachweis der sehr leistungsfähigen Filtrationstechnik der Cladoceren ist aber nunmehr auch das gesamte Problem der Ernährung des tierischen Limnoplanktons in eine ganz neue Lage geraten: wir müssen in erster Hand auf die grosse Bedeutung der Resorption aus einer geformten Nahrung durch den Darm hinweisen, während bekanntlich PÜTTER in erster Hand mit einer Resorption der gelösten Stoffe durch die Körperoberfläche operiert. Die Möglichkeit einer derartigen Resorption ist allerdings nicht erwiesen. Bei hierauf eingerichteten Versuchen ist indessen vor allem auf die ausgiebige Filtrationstechnik der Cladoceren zu achten. Sie arbeitet tatsächlich mit einer so durchgeführten Präzision, dass wir nunmehr eben hier die ausschlaggebende Realität in der Ernährung der Cladoceren erblicken müssen, um so mehr, da ja die zur Verfügung stehenden Quellen der geformten Nahrung im Süßwasser durch unsere Untersuchungen eine ganz beträchtliche Erweiterung erfahren haben. PÜTTER'S Theorie in ursprünglicher Gestaltung muss hierdurch an Wahrscheinlichkeit noch weiter verlieren. Ob sie als theoretisch möglich zu bezeichnen ist, können erst neue und mehr kritische Versuche im Laboratorium endgültig beweisen — dass ihnen praktisch, in der freien Natur, eine grössere Bedeutung zu zuerkennen wäre, muss aber auf Grund hier vorliegenden Untersuchungen auf sehr guten Gründen ausdrücklich bezweifelt werden.

In der vorliegenden Darstellung haben wir die Frage nach der Ernährungsbiologie des limnischen Zooplanktons der Hauptsache nach von den Gesichtspunkten der Ökologie bzw. wesentlich nach der von uns näher begründeten Methode der morphologischen Untersuchung behandelt. Es dürfte schon hierdurch die landläufige Auffassung über diese Verhältnisse einer ziemlich tief eingreifenden Revision unterzogen werden. Um aber dieselbe in ihren näheren Details noch weiter auszubauen, sind aber vor allem neue experimentelle Untersuchungen erforderlich. Nur in dieser Weise wird es möglich werden, die gegenseitige Rolle der in alter Beziehung als geformt bezeichneten bzw. der nach PÜTTER'S Ansicht als gelöst vorhandenen Nahrung bzw. die gegenseitige Bedeutung einer Resorption durch den Darm allein bzw. durch die gesamte Körperoberfläche näher klarzulegen. Wahrscheinlich spielt nur die erstgenannte irgend eine grössere Rolle. Zwischen den Extremen unserer Kenntnis von den vorhandenen Nahrungsquellen hält hierbei u. E. eben die von uns hier dargestellte Auffassung über die eigentlich grundlegende Bedeutung des bisher fast völlig übersehenen staubfeinen Detritus einen Mittelweg, der sich wahrscheinlich auch bei künftigen Untersuchungen als der gangbarste erweisen wird.

Lund, Botanisches Institut der Universität, Dezember 1917.

## Angeführte Literatur.

- AMBERG, O., Beiträge zur Biologie des Katzenses. Diss. Zürich 1900.
- APSTEIN, C., Quantitative Plankton-Studien im Süßwasser. — Biol. Cbl. Bd. 12. 1892.
- , Das Süßwasserplankton. Kiel und Leipzig 1896.
- ASCHAN, O., Über die Humusstoffe der nordischen Binnengewässer und ihre Bedeutung. — Helsingfors 1906. [Schwedisch; vergl. Zeitschr. f. prakt. Geol. Jahrg. 15. 1907.]
- BIEDERMANN, W., Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. — Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie. Bd. 2. 1911.
- BIRGE, E. A., Plankton studies at lake Mendota. I—II. — Transact. Wisc. Acad. Bd. 10, 11. 1895—97.
- CLAUS, C., Zur Kenntnis der Organisation der Daphniden. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 25. 1874.
- COLDITZ, F. V., Beiträge zur Biologie des Mansfelder Sees. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 108. 1914.
- CRONHEIM, W., Die Pütter'schen Arbeiten über die Ernährung der Wassertiere u. s. w. — Archiv f. Hydrobiologie. Bd. 4. 1909.
- DAKIN, WM. J., Notes on the alimentary canal and the food of the Copepoda. — Int. Revue der Hydrobiologie. Bd. 1. 1908.
- DIEFFENBACH, H. und SACHSE, R., Biologische Untersuchungen an Rädertieren in Teichgewässern. — Int. Revue der Hydrobiologie. Suppl.-Bd. 3. 1912.
- HARDY, W. B. and Mc DOUGALL, W., On the structure and functions of the alimentary canal of Daphnia. — Proc. of the Cambridge Phil. Soc. Vol. 8. 1892—95.
- KERB, H., Über den Nährwert der im Wasser gelösten Stoffe. — Int. Revue der Hydrobiologie. Bd. 3. 1910.
- KNAUTH, K., Das Süßwasser. Neudamm 1907.
- KNÖRRICH, W., Studien über die Ernährungsbedingungen einiger für die Fischereiproduktion wichtiger Mikroorganismen des Süßwassers. — Plöner Berichte. Bd. 8. 1901.
- KOLKWITZ, R., Plankton und Seston. — Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft. Bd. 30. 1912.
- LAMPERT, K., Das Leben der Binnengewässer. 2. Aufl. Leipzig 1908.
- LANTZSCH, K., Studien über das Nanoplankton des Zugersees und seine Beziehung zum Zooplankton. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 108. 1914.
- LEYDIG, F., Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen 1860.
- LIPSCHÜTZ, A., Die Ernährung der Wassertiere durch die gelösten organischen Verbindungen der Gewässer. Eine Kritik. — Ergebnisse der Physiologie. Jahrg. 13. Wiesbaden 1913.
- , Die ernährungsbiologische Rolle des Zwergplanktons. — Monatshefte für den naturw. Unterricht. Bd. 7. Leipzig und Berlin 1914.
- LOHMANN, H., Über die Quellen der Nahrung der Meerestiere und Pütters Untersuchungen darüber. — Int. Revue der Hydrobiologie. Bd. 2. 1910.
- , Über das Nanoplankton und die Zentrifugierung kleinster Wasserproben zur Gewinnung desselben in lebendem Zustande. — Int. Revue der Hydrobiologie. Bd. 4. 1911.
- , Die Probleme der modernen Planktonkunde. — Verh. der Deutschen Zoolog. Gesellschaft. Bd. 22. 1912.

- NAUMANN, EINAR, Über nanoplanktonische Cyclotellen als ein wichtiger Faktor im Stoffhaushalt südschwedischer Seen. [Schwedisch mit deutschem Resumé.] — Botan. Notiser. Lund. 1912.
- , Beiträge zur Kenntnis des Teichnanoplanktons. I. — Biol. Cbl. Bd 34. 1914.
- , Eine einfache Methode zum Studium des Nanoplanktonlebens des Süßwassers. — Naturw. Wochenschrift. 1916.
- , Untersuchungen über Phytoplankton und Bodenbeschaffenheit Süd- und Mittelschwedischer Urgebirgsgewässer. Diss. Lund 1917 (a). Sep.-Abdr. aus K. Sv. Vet. Akad:s Handlingar. Bd. 56:6. Stockholm 1917. [Schwedisch mit deutschem Resumé.]
- , Mikrotechn. Notizen. X. — Botan. Notiser. Lund. 1917 (b). [Schwedisch mit deutschem Resumé.]
- , Das Phytoplankton der Teiche Anebodas im Sommer 1917. — Skrifter, utgivna av Södra Sveriges Fiskeriförening. Lund 1918. [Schwedisch mit deutschem Resumé.]
- PASCHER, A., Die Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. [Im Erscheinen.]
- PETERSEN, C. G. JOH., Report of the Danish biological Station to the board of Agriculture. XX bzw. XXII, Copenhagen 1911, 1914.
- PÜTTER, A., Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena 1909.
- , Vergleichende Physiologie. Jena 1911.
- RUTTNER, F., Über die Anwendung von Filtration und Zentrifugierung bei den planktologischen Arbeiten an den Lunzer Seen. — Int. Revue der Hydrobiologie. Bd. 2. 1910.
- SCHÄDEL, A., Produzenten und Konsumenten im Teichplankton. — Archiv f. Hydrobiologie. Bd. 11. 1916.
- STEUER, A., Planktonkunde. Leipzig und Berlin 1910.
- WEISMANN, A., Zur Naturgeschichte der Daphniden. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 28. 1877.
- WESENBERG-LUND, C., Plankton investigations of the Danish lakes. General Part. Copenhagen 1908.
- , Grundzüge der Biologie und Geographie des Süßwasserplanktons. — Int. Revue der Hydrobiologie. Biol. Suppl. Bd. 1. 1910.
- WEST, G. S., A treatise on the British freshwater algæ. Cambridge 1904.
- WILHELMI, J., Plankton und Tripton. — Archiv f. Hydrobiologie. Bd. 11. 1916.
- WOLFF, M., Die Pütter'schen Untersuchungen über die marinen Tiere und über den Stoffhaushalt des Meeres. — Archiv f. Hydrobiologie. Bd. 4. 1909.
- , Ein einfacher Versuch zur Pütter'schen Theorie von der Ernährung der Wassertiere. — Int. Revue der Hydrobiologie. Bd. 2. 1910.
- WOLTERECK, A., Hydrobiologische Notizen. II. Die natürliche Nahrung pelagischer Cladoceren. — Int. Revue der Hydrobiologie. Bd. 1. 1908.
- ZACHARIAS, O., Beobachtungen am Plankton des grossen Plöner Sees. — Plöner Berichte. Bd. 2. 1894.
- , Das Süßwasserplankton. Leipzig 1907.
-

## Inhaltsübersicht.

Einleitung .....	3
I. Die jetzige Standpunkt der Frage.....	5
II. Die Methode der Nahrungsuntersuchung .....	9
III. Der organische Detritus als Nahrung .....	18
IV. Art und Ursprung des feinen organischen Detritus.....	22
V. Die Nahrungsquellen der Humusgewässer .....	25
VI. Versuch einer ökologischen Übersicht des Ernährungstypen des limnischen Zooplanktons überhaupt bezw. in seiner Stellung im Gesamtbetrieb des Süßwassers .....	38
Schlusswort.....	42
Angeführte Literatur .....	46





LUNDS UNIVERSITETS ÅRSSKRIFT. N. F. Avd. 2. Bd 14. Nr 32.  
KUNGL. FYSIOGRAFISKA SÄLLSKAPETS HANDLINGAR. N. F. Bd 29. Nr 32.

---

# BRACONOLOGISCHE BEITRÄGE

VON

SIMON BENGTTSSON

MIT 19 FIGUREN IM TEXT



LUND  
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG  
OTTO HARRASSOWITZ

Der K. Physiographischen Gesellschaft am 12. Dezember 1917 vorgelegt.

LUND 1918

HÅKAN OHLSSONS BUCHDRUCKEREI

## I.

# Die Gattungen *Neoneurus* HALIDAY und *Elasmosoma* RUTHE, monographisch dargestellt.

### 1. Historik und Vorbemerkungen.

Beide Genera umfassen ausschliesslich seltene und wenig bekannte Thiere, die sowohl vom morphologisch-systematischen als vom biologischen Gesichtspunkt aus zu den eigenthümlichsten unter den Braconiden gehören.

Die Gattung *Neoneurus* wurde im Jahre 1838 von HALIDAY<sup>1</sup> aufgestellt und nur mit folgenden Worten charakterisiert: »Genus europæum, areola radiali appendiculata, prædiscoidali autem effusa«. Sodann lieferte HALIDAY in SNELLEN VAN VOLLENHOVEN's<sup>2</sup> »Schetsen«, Theil 2, 1869, Tab. VI eine von ihm selbst (»HALIDAY fec.«) ausgeführte Zeichnung der Flügel, die von MARSHALL im ersten Bande seiner Bearbeitung von den Braconiden in ANDRÉ's Species des Hyménoptères d'Europe<sup>3</sup> reproduziert wurde. Nach dem Tode HALIDAY's ist die Thierart allen Hymenopterologen unbekannt geblieben, u. a. auch FOERSTER<sup>4</sup>, wie man aus seiner Synopsis der Familien und Gattungen der Braconen, S. 281 ersehen kann<sup>5</sup>, bis MARSHALL das Thier in beiden Geschlechtern in England wiederfand und in Tome V bis von ANDRÉ's »Species«, 1897, SS. 197—200, Pl. X, Fig. 3 eine selbständige Beschreibung

<sup>1</sup> A. H. HALIDAY, Essay on the classific. of paras. Hymenopt. — Entom. Magaz. Vol. V. 1838. p. 213.

<sup>2</sup> S. C. SNELLEN VAN VOLLENHOVEN, Schetsen ten gebruike bij de studie der Hymenoptera. Theil 2. 's Gravenhage 1869.

<sup>3</sup> E. ANDRÉ, Species des Hyménoptères d'Europe. Tome IV. Les Braconides par T. A. MARSHALL. Beaume 1888. Pl. VII. fig. 1.

<sup>4</sup> A. FOERSTER, Synopsis der Familien und Gattungen der Braconen. — Verh. d. Naturh. Ver. d. preuss. Rheinl. Jahrg. XIX. 1862.

<sup>5</sup> Von W. H. ASHMEAD, Classification of the Ichneumon Flies, or the Superfamily Ichneumonoidea. Proceed. Unit. Stat. Nation. Museum. Vol. XXIII. Washington 1900 wird die Gattung *Neoneurus* HAL. als Gen. *Ecclites* FOERST. synonym aufgefasst, wozu bemerkt werden kann, dass FOERSTER a. a. O., pag. 244 doch dieses Genus als durch nur 2 Cubitalzellen charakterisiert beschreibt und es selbst nicht mit *Neoneurus* identifiziert.

und Ganzfigur davon lieferte und die Art *Halidaii* nannte. Gleichzeitig will er das früher in der angeführten Arbeit, Tome IV. S. 173 von der Gattung Gesagte nebst der Figur annulliert wissen. Seit dieser Zeit wird meines Wissens in der Literatur der Gattung nicht weiter Erwähnung gethan<sup>1</sup>.

Die Gattung *Elasmosoma* wurde im Jahre 1858 von RUTHE<sup>2</sup> in die Wissenschaft eingeführt. Er beschrieb unter dem Namen *berolinense* ausführlich die einzige ihm bekannte Art, die an einigen Stellen des nördlichen Deutschlands angetroffen worden war, und bildete sie ab. Im Jahre 1870 wurde dasselbe Thier in Frankreich von GIRAUD<sup>3</sup> angetroffen, der auch das Weibchen bekannt machte und charakterisierte, indem er nachwies, dass RUTHE sich mit Bezug auf dies geirrt hatte<sup>4</sup>. Gleichzeitig beschrieb GIRAUD a. a. Ort S. 301 eine neue, von ihm im männlichen Geschlecht bei Wien angetroffene Art der Gattung, die er *viennense* benannte. In seiner Behandlung der Gattung *Elasmosoma* in der oben erwähnten Monographie der paläarktischen Braconiden hat sich MARSHALL<sup>5</sup> ganz und gar auf die Arbeiten RUTHE's und GIRAUD's gestützt und man findet, dass er selbst keinen »représentant en nature» davon hat studieren können. In Opusc. ent., Fasc. XX, Lundæ 1895, S. 2276, wo C. G. THOMSON die Gattung *Elasmosoma* erörtert hat, wird schliesslich nebst *E. berolinensis* noch eine neue Art *E. aucta* ganz kurz beschrieben, »funnen vid Vittsjö i norra Skåne». THOMSON's Angabe, dass Weibchen von dieser Gattung nicht bekannt seien, zeigt, dass GIRAUD's soeben genannte Arbeit ihm entgangen war.

Bei der Bearbeitung von einer Kollektion norwegischer Braconiden, von Dr. E. STRAND gesammelt, stiess ich auf eine Form, deren Bestimmung und Einordnung in das System mir viel Kopfbrechen machte, bis mir HALIDAY's obengenannte Abbildung der Flügel seines *Neoneurus* in den »Schetsen» SNELLEN VAN VOLLENHOVEN's über die Schwierigkeiten hinweghalf. Hier lag also unzweifelhaft ein Fund von dem seltenen *Neoneurus Halidaii* MARSH. vor. Wie nahe, bis in alle Einzelheiten — den Bau der Mandibeln und Palpen war es mir jedoch unmöglich an diesem einzigen Individuum zu ermitteln, ohne es zu zerstören —, das Thier auch mit MARSHALL's Beschreibung von ♀, a. a. O. Tome V bis, S. 198 ff., übereinstimmte, so machte mich doch MARSHALL's bestimmtes Abstandnehmen von der von ihm früher nach »Schetsen» mitgetheilten Kopie von HALIDAY's Abbildung der Flügel, als »fautive sous plusieurs rapports», etwas bedenklich, um so mehr als MARSHALL's eigene Abbildung des Insekts, »faite d'après nature», a. a. O. Tome V bis, Pl. X, Fig. 3 sich in vielen Hinsichten weder mit meinem Exemplar noch mit seiner eigenen Beschreibung des Thieres vereinigen liess.

<sup>1</sup> In SCHMIEDEKNECHT's Die Hymenopteren Mitteleuropas, Jena 1907 wird die Gattung nicht erwähnt.

<sup>2</sup> J. F. RUTHE, Beiträge zur Kenntniss der Braconiden. — Berlin. Entom. Zeitschr. 1858. pag. 7 ff. Taf. III, 2.

<sup>3</sup> Annal. d. Soc. Entom. de France. Sér. 4. Tom. X. Bull. p. LVII. Paris 1870.

<sup>4</sup> J. GIRAUD, Note sur l'*Elasmosoma berolinense* et description d'une espèce nouvelle du même genre. — Annal. Soc. Entom. France. Sér. 5. Tom. 1. Paris 1871. p. 299.

<sup>5</sup> E. ANDRÉ, Species d. Hymen. Tom. IV. 1888. pag. 549 ff.

Dass dieses habituell grosse Übereinstimmung mit der Gattung *Elasmosoma* aufwies, war mir schon lange als unbestreitbar vorgekommen. Beim Herbeiziehen der im Entomologischen Museum der hiesigen Universität aufbewahrten THOMSON'schen Typensammlung von Braconiden ergab nun eine nähere Untersuchung seiner *Elasmosoma*-Formen ein besonders unerwartetes Resultat. Von den beiden Arten, die er beschrieben hat, stimmte sein Typus von *E. aucta*, in der Sammlung durch ein einziges ♂ Individuum repräsentiert, vollständig mit dem von mir als *Neoneurus Halidaii* MARSH. bestimmten Individuum aus Norwegen und mit MARSHALL's Beschreibung vom ♀ dieser Art überein<sup>1</sup>. Die andere Art, »*Elasmosoma Berolinensis* RUTHE«, war in der Sammlung durch fünf Exx. vertreten, von denen vier unzweideutige ♂ dieser Art, während das fünfte Ex. vollständig mit GIRAUD's Beschreibung vom ♂ seines *Elasmosoma viennense*, a. a. O. (1871), S. 331 ff. übereinstimmt. Dieses Stück trägt die Lokalaufschrift »Fsg« (Fågelsång bei Lund)<sup>2</sup>.

Durch freundliches Entgegenkommen von seiten des stellvertretenden Intendanten Herrn Dr. A. ROMAN habe ich ferner über die paläarktische Sammlung von beiden Gattungen in unserem Reichsmuseum für meine Studien verfügen dürfen. Dieselbe besteht ausschliesslich aus schwedischem Material. Das Interessanteste an der Sammlung ist die unerwartet grosse Anzahl, nicht weniger als 13 Exx., der Gattung *Neoneurus*, von denen 12 (8 ♀, 4 ♂) mit MARSHALL's Beschreibung seines *N. Halidaii* übereinstimmen, während das übrige Stück, das sich u. a. durch eine höchst auffällige Bildung der Vorderbeine auszeichnet, meiner Ansicht nach, ganz sicher das früher unbekannte ♀ des »*Elasmosoma viennense* GIR.« ist. Diese Art ist ausserdem in der Sammlung durch drei ♂ Individuen repräsentiert. Es gab in der Sammlung auch 3 Exx., alle ♂, von *Elasm. berolinense* RUTHE<sup>3</sup>.

Das Material von den betreffenden zwei Gattungen, das mir für meine Untersuchungen zu Bote gestanden hat, war schliesslich die paläarktische Sammlung der Kopenhagener Universität, auch diese ausschliesslich dänische Formen enthaltend, welche vom Herrn Museumsinspektor W. LUNDBECK gütigst zu meiner Verfügung gestellt wurde. In derselben ist *Elasmos. berolinense* durch eine grosse Menge von Exx. vertreten, hauptsächlich von der Einsammlung des Herrn Konservators W. SCHLICK, worunter ein Dutzend ♀♀; ausserdem »*Elasmosoma viennense* GIR.« durch 2 ♂ Stücke. *Neoneurus* fehlt dagegen in der Sammlung.

Durch das reichhaltige Material, das mir somit zur Verfügung stand, ist es mir möglich gewesen, in einer vollkommen entscheidenden Weise zunächst die Struktur der Mundtheile zu analysieren. Es ergab sich da, dass MARSHALL's Gattungscharakteristik des *Neoneurus* an diesem Punkt fehlerhaft ist. Eine mikroskopische Untersuchung bei einer Vergrösserung bis zu 200 Mal zeigte nämlich die Mandibeln nicht »tridenticulées«, sondern bei beiden Geschlechtern an der Spitze deutlich 2-zählig, und die Maxillarpalpen nicht 6-gliederig, wie MARSHALL behauptet, sondern nur

<sup>1</sup> Die Mundtheile auch dieses Exemplars waren der genaueren Untersuchung unzugänglich.

<sup>2</sup> Von *Elasmosoma berolinense* besitze ich ausserdem selbst ein paar Exx. aus Schonen.

<sup>3</sup> Die Fundorte sämtlicher Exx. werden unten im deskriptiven Theil angegeben.

2-gliedrig und die Labialpalpen ungegliedert — in voller Übereinstimmung mit RUTHE's Darstellung der entsprechenden Theile bei *Elasmosoma*, deren Richtigkeit ich völlig habe bestätigen können.

Betreffs der Venation der Flügel, worauf HALIDAY ja ausschliesslich seine Charakteristik der Gattung *Neoneurus* basierte, ergab sich, dass HALIDAY's Abbildung in »Schetsen« im Wesentlichen richtig ist, weit korrekter als MARSHALL's, die als sehr unbefriedigend bezeichnet werden muss. Dass die betreffende in Skandinavien angetroffene Art mit *Halidaii* MARSH. identisch sei, ist indessen ausser allen Zweifel gestellt.

Durch die Gelegenheit, beide Geschlechter der beiden Gattungen zu untersuchen, wurde es mir ermöglicht nachzuweisen, dass MARSHALL dieselben bei der Gattung *Neoneurus* verwechselt hat, so dass das, was er als ♀ beschreibt, in der That ♂ ist, und vice versa, und dass folglich THOMSON's Deutung des Individuums von seiner *aucta* als ♂ die richtige ist. Schon früher, in Bezug auf *Elasmosoma*, hatte die Deutung beider Geschlechter, wie oben angedeutet, Schwierigkeiten gemacht, und mit Bezug auf die Gattung *Neoneurus* ist MARSHALL's Deutung, wegen des hier eigenthümlich durchgeführten Geschlechtsdimorphismus, in der That ganz verlockend. Die wesentlich durch den längeren Hinterleib bedingte, gracilere Körperform, die etwas längeren und dünneren Antennen und der etwas heller und lebhafter gezeichnete Körper — alles Verhältnisse, die in der Familienreihe der Braconiden, wie in derjenigen der Ichneumoniden, im Allgemeinen ♂ zu kennzeichnen pflegen — worauf MARSHALL sicher seine Auffassung basiert hat — lassen uns hier im Stich, und die einzigen sicheren Anhaltspunkte unter den äusseren Strukturverhältnissen liefert eine genaue Untersuchung des hinteren Körperendes. Der Hinterleib zeigt sich bei beiden Geschlechtern der beiden Gattungen als aus 8 Tergiten zusammengesetzt, nebst 9 Sterniten beim ♂ und 8 beim ♀; beim ♀ von *Neoneurus* sind die 2 letzten und bei dem von *Elasmosoma* die 4 letzten Sterniten in der Mitte ihrer ganzen Länge nach gespalten. Mit Bezug auf die Form der äusseren Generationsorgane habe ich völlige Übereinstimmung beider Gattungen gefunden. Die Terebra ist äusserst kurz, wie GIRAUD a. a. O., S. 300 sich ausdrückt »une saillie dont la longueur dépasse celle du dernier segment et dont la direction est faiblement tournée en bas«. Es ist diese »courte saillie émoussée«, die MARSHALL a. a. O., S. 200 mit Unrecht als männliches »organe sexuel« gedeutet hat. An mehreren von den ♀ Individuen beider Gattungen habe ich die Legestachel selbst aus deren beiden Scheidenklappen hervorstechen sehen, in der Form einer nach unten gerichteten, äusserst feinen, am Ende scharfgespitzten, stachelartigen Bildung. Beim ♂ sind die letzten Abdominalsterniten ganz, nicht gespalten, und das Analende gewöhnlich geschlossen. Aber nach dem Tode stechen die Genitalien nicht selten ausserhalb des Körpers hervor, und man kann da beobachten, wie sie sich zusammensetzen aus theils zwei mehr ventralen, kurzen und kräftigen, an der Basis weit getrennten und mit der Spitze gegen einander konvergierenden, von der Seite gesehen allmählich gegen das Ende verschmälerten, aber von oben gesehen hier etwas

erweiterten und kurzhaarigen Spitzen, die äusseren Forcipes, theils einem mehr dorsal vorspringenden, unpaarigen, dorsoventral abgeplatteten, lamellförmigen, an der Spitze etwas gespaltenen Theil, dem Penis. Durch Präparation ist es mir gelungen, auch das Vorhandensein eines inneren Paares von Forcipes zu konstatieren, die fast ebenso lang sind wie das äussere Paar, aber dünn, abgeplattet und von oben gesehen nach hinten sich verjüngend, weshalb sie nach dem Tode leicht schrumpfen.

Eine eingehende Untersuchung des zu meiner Verfügung stehenden Materials hat ferner, in Kürze zusammengefasst, folgende Resultate ergeben:

1) Gen. *Elasmosoma* RUTHE fällt nicht mit Gen. *Neoneurus* HAL. zusammen, sondern ist eine von diesem gut abgegrenzte, aber mit demselben affine Gattung.

2) *Elasmosoma viennense* GIR. ist nicht ein *Elasmosoma*, sondern ein *Neoneurus* HAL.

3) Auch *Elasmosoma aucta* THOMS. gehört nicht zur Gattung *Elasmosoma*, sondern zur Gattung *Neoneurus* und ist mit *Neon. Halidaii* MARSH. synonym, welche Art deshalb nach dem Prioritätsgesetz den Namen *Neoneurus auctus* (THOMS.) nehmen muss.

## 2. Deskriptiver Theil.

### 1. Genus *Neoneurus* HALIDAY.

*Neoneurus* HALIDAY, The Entom. Magaz. Vol. V. 1838. p. 213.

*Neoneurus* SNELLEN VAN VOLLENHOVEN, Schetsen. II. 1869. Tab. VI.

*Elasmosoma* GIRAUD, Annal. Soc. Entom. France. Sér. 5. Tom. I. 1871. p. 299, ex parte.

*Elasmosoma* THOMSON, Opusc. entom. Fasc. XX. 1895. p. 2276, ex parte.

*Neoneurus* T. A. MARSHALL, in ANDRÉ, Species d. Hymén. Tom. V bis. 1897. p. 197. Pl. X. Fig. 3.

*Neoneurus* ASHMEAD, Classific. of Ichneum. flies. 1900. p. 130 (exclus. synonym.).

*Neoneurus* SZÉPLIGETI, in WYTSMAN, Genera insect. Fasc. 22 b. 1904. p. 118.

*Diagn.* — *Caput occipite evidenter convexo.*

*Antennæ in utroque sexu graciles, setaceæ, longitudine corporis vel illo parum breviores, 16-articulatæ, articulis flagelli elongatis, latitudine sua circ. quadruplo longioribus.*

*Scutellum a mesoscuto sulco transverso, lato, profundo, recto discretum.*

*Metathorax postice haud truncatus, sed æqualiter rotundatus, subhæmisphæricus.*

*Alæ anticæ cellula radiali brevi, completa, radio toto distincto, crasso oclusa; cellulis cubitalibus tribus, 1.ma ab cellula discoidali semper distincte discreta.*

*Alæ posticæ vena transversa (»nervello») bene distincta, venam cubitalem et brachialem prope radicem connectente, semper instructæ.*

*Abdomen segmentis 2:0 et 3:0 subquadratis vel feminae etiam nonnihil longioribus quam latioribus.*

*Sexus statura et colore valde dissimiles.*

*Descriptio.* — Der Körper ziemlich gedrungen, der Kopf und Thorax gross und breit, der Hinterleib schmal; fein behaart.

Der Kopf (Fig. 1) gross, quer, so breit wie der Thorax, vertikal gestellt, mit nach unten gerichtetem Munde, hinten, wie vorn, insbesondere der untere Theil des

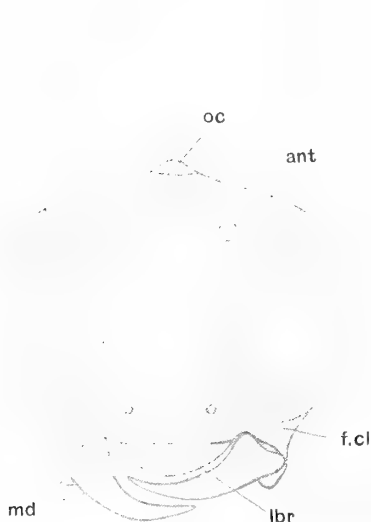


Fig. 1.<sup>1</sup>

Kopf von *Neoneurus auctus* (THOMS.) ♀, von vorn gesehen. *ant* Insertion der Fühler. *f. cl* Clypealgruben an der Grenze des Frontale. *lbr* Labrum. *md* Mandibel. *oc* Mediane Ocelle. Zeiss Obj. A Oc. 1. Vergr.  $\times 60$ .

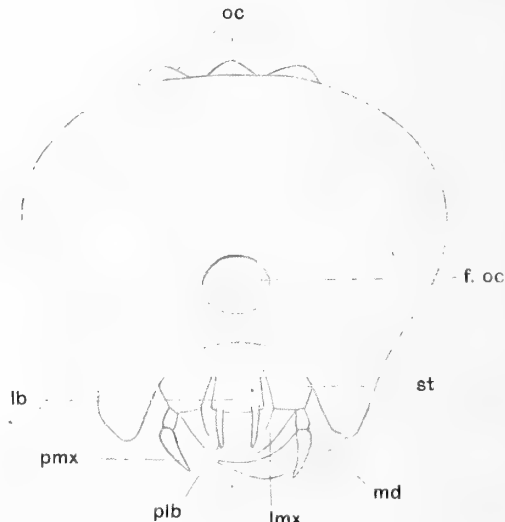


Fig. 2.

Kopf von *Neoneurus auctus* (THOMS.) ♀, von hinten gesehen. *f. oc* Hinterhauptslöcher. *lb* Labium. *lmx* Maxillarlobus (der Endtheil im Präparat undeutlich hervortretend und deshalb nicht eingezeichnet). *md* Rechte Mandibel. *plb* Labialtaster. *pmx* Maxillartaster. *oc* Ocellen. *st* Maxillartipes. Zeiss Obj. A Oc. 1. Vergr.  $\times 68$ .

Gesichts, gewölbt; von oben gesehen hinter den Augen verengt und mit abgerundeten Schläfen. Die Wangen kurz, nicht aufgetrieben, wie der Scheitel und die Schläfen ungerandet, an der Wurzel der Mandibeln winklig ausgeschnitten. Clypeus kurz, durch einen schwachen Eindruck von der Stirn abgesetzt, am Vorderrand quer abgestutzt, jederseits an der Grenze der Stirn, wie gewöhnlich, mit einem sehr markierten, punktförmigen, runden Grübchen (Fig. 1 *f. cl*). Labrum (Fig. 1 *lbr*) gross und wohl entwickelt, vorn breit abgerundet.

Die Augen gross, aber nicht vorstehend, nackt, innen nicht ausgerandet, beim ♂ oval, beim ♀ auffallend grösser und eiförmig, d. h. nach unten breiter und ihre

<sup>1</sup> Sämtliche Figuren sind von mir selbst mit Hilfe des grossen Abbe'schen Zeichenapparats gezeichnet worden.



Innenränder konvergierend, wodurch das Gesicht des Männchens deutlich breiter als beim ♀ wird.

Die Ocellen (Fig. 2 *oc*) ziemlich gross, alle drei rundlich, etwa gleich gross und in ein Dreieck gestellt.

Die Antennen (Fig. 3) recht hoch oben an der Stirn und weiter von einander als von den Augen eingefügt (Fig. 1 *ant*), dünn, besonders beim ♀, nach der Spitze zu schwach verdünnt, beim Männchen von der Länge des Körpers, beim Weibchen wenig kürzer als dieser, bei beiden Geschlechtern 16-gliedrig, die beiden Grundglieder (Scapus und Pedicellus) etwas dicker als die folgenden, Scapus um ein Drittel länger als das kurze 2. Glied und gegen die Basis verengt; sämtliche Glieder des Flagellums verlängert, um viermal länger als dick, beim Männchen am Grunde etwas eingeschnürt, beim Weibchen dagegen nicht, weshalb bei diesem die Glieder dicht an einander liegen und deren Grenzen viel undeutlicher als bei jenem erscheinen; die Fühler des ♂ überdies dicht und lang abstehend pubesciert, die des ♀ kahl oder nur mit mikroskopischen, anliegenden Härchen besetzt.

Die Mandibeln (Fig. 4) länglich, in der Ruhe sich mit den Spitzen kreuzend (Fig. 1 *md*), von unten gesehen beinahe gleichbreit, von vorn aber gegen die Ende zugespitzt, zweizählig, der untere (vordere) Zahn etwa zweimal so lang wie der obere (hintere).

Die Palpen (Fig. 2) sind ausserordentlich kurz, an der Hinterseite des Kopfs fast ganz versteckt liegend und nur die Maxillarpalpen ein wenig ausserhalb des Kopfrandes vorragend (Fig. 5 *pmx*); beide Paare borstenhaarig. Die Maxillarpalpen (Fig. 2 *pmx*) 2-gliedrig, 1. Glied nicht völlig halb so lang wie das Endglied und verkehrt konisch, dies gross, dick konisch und etwas nach innen gebogen. Die Labialpalpen (Fig. 2 *plb*) ungliedrig und fast gleichdick.

Thorax (Fig. 5) gedrungen, nach hinten allmählich verschmälert, konisch. Mesothorax vorn hochgewölbt, fast bucklig und senkrecht abfallend, weshalb der Prothorax von oben nicht zu erblicken ist; dieser reicht seitlich nach hinten bis zur Flügelbasis und entbehrt der Epomia. Die Parapsidenfurchen (Notauli) des Mesonotums nur als schwache, in eine seichte Depression vor dem Scutellum zusammenlaufende Eindrücke angedeutet. Dies ziemlich flach, die Spitze aufragend, die dasselbe vom Mesoscutum abgrenzende Querfurchen tief und breit, gerade und nicht krenuliert. Postscutellum wie ein gerundeter Höcker vorstehend. Mesosternum

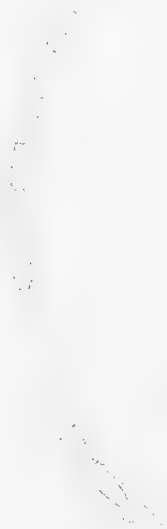


Fig. 3.

Fühler der linken Seite von *Neoneurus auctus* (THOMS.)

♂, von unten gesehen.

Zeiss Obj. a\* Oc. 3.

Vergr.  $\times 32$ .



Fig. 4.

Rechter Mandibel von *Neoneurus auctus* (THOMS.) ♀, schief von oben gesehen.

Zeiss Obj. A Oc. 3.

Vergr.  $\times 100$ .

sackartig herabhängend, durch eine tiefe Längsfurche (Mesolcus) in zwei Hälften geteilt. Sternauli und Epicnemialia fehlen ganz. Metanotum hinten nicht abgestutzt, sondern gleichmässig abgerundet, fast hemisphärisch, fein gerunzelt oder, besonders hinten, oft deutlich areoliert, matt, an der Wurzel von einer starken, glänzenden Querleiste gerandet. Spiracula ausserordentlich klein, kreisrund, hoch oben an den Seiten und nahe an der Basis des Metanotums gelegen.

Die Vorderflügel (Fig. 6)<sup>1</sup> beim Männchen kaum länger als der Hinterleib, beim Weibchen beträchtlich kürzer als dieser. Das Geäder überhaupt sich deutlicher abhebend als bei der Gattung *Elasmosoma*, aber zum Theil mehr oder weniger ungefärbt oder sogar ganz erloschen. Costa und Subcosta grösstentheils mit ein-

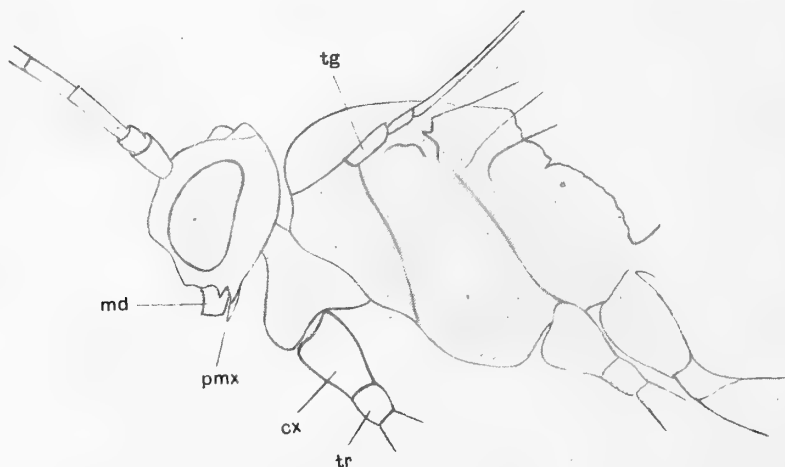


Fig. 5.

Kopf, Thorax u. a. von *Neoneurus auctus* (THOMS.) ♀, von der Seite gesehen.  
 cx Hüftglied (coxa). md Mandibel. pmx Maxillartaster. tg Flügelschüppchen  
 (tegula). tr Trochanter. Zeiss Obj. a\* Oc. 3. Vergr.  $\times 32$ .

ander verschmolzen; kurz vor dem Stigma trennen sie sich jedoch meistens von einander, wodurch eine kleine, spaltenförmige oder halbmondförmige Costalzelle entsteht und die Costa allein das längliche sogen. Prästigma (Fig. 6 *pst*) bildet. Stigma gross, breit eirund, wie Prästigma dunkelbraun, sich terminal in einen kurzen, kräftigen, durch eine Suture abgegrenzten und am Ende fast quer abgestutzten, ebenfalls wohl chitinierten Appendix (Fig. 6 *ap*) fortsetzend. Radius, der in oder ein wenig vor der Mitte des Stigmas entspringt, ist in seiner ganzen Länge wohl entwickelt und dreimal gekniet, mit sehr kurzen Abscissa 1 und 2; der 3. Abschnitt steigt hinauf und schliesst sich in einem mehr oder weniger starken Bogen oder Winkel an den terminalen Appendix des Stigmas an; auf diese Weise wird eine

<sup>1</sup> In Bezug auf die Nomenklatur der Adern und Zellen der Flügel, sowie der Strukturverhältnisse des Körpers überhaupt, habe ich mich aus praktischen Gründen im Allgemeinen der von C. G. THOMSON auf dieses Gebiet der Insektenmorphologie eingeführten Bezeichnungen bedient.

vollständig geschlossene, kurze Radialzelle gebildet (Fig. 6 *r*), die nicht ausserhalb des genannten Appendix reicht; wie eine gerade, unmittelbare Fortsetzung des langen 3. Abschnitts, die am Vorderrand weit vor der Flügelspitze endet, tritt in Schiefbeleuchtung — oftmals sehr deutlich — im Allgemeinen eine bräunliche Abschattung der Flügelmembran hervor, die jedoch bei direktem, durchfallendem Licht ganz verschwindet. Die Cubitalader (oder vielmehr ihr distaler Abschnitt), die etwas vor der Mitte der Vena basalis entspringt, ist immer basalwärts als eine deutliche Ader entwickelt, aber in ihrem Endtheil, ausserhalb der 2. Cubitalzelle, mehr oder weniger

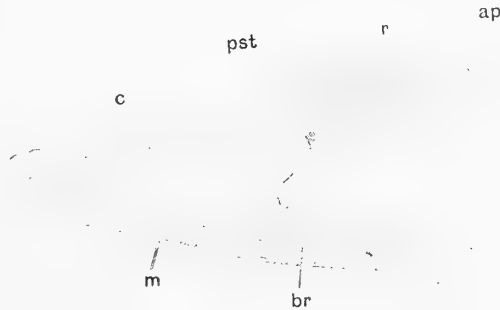


Fig. 6.

Rechter Vorderflügel von *Neoneurus auctus* (THOMS.) ♂. *ap* Appendix des Randmals (*Stigma*). *br* Brachialzelle. *c* »Cellule costale« (MARSHALL). *m* »Cellule médiane« (MARSHALL). *pst* Præstigma. *r* Radialzelle. Zeiss Obj. a\* Oc. 3. Vergr.  $\times 35$ .



Fig. 7.

Rechter Hinterflügel von *Neoneurus auctus* (THOMS.) ♂. *n* Nervellus. *vb* Vena basalis. Zeiss Obj. a\* Oc. 3. Vergr.  $\times 32$ .

verwischt, weshalb die 1. Cubitalzelle immer deutlich und vollständig von der Discoidalzelle getrennt ist. Die beiden Cubitalqueradern sind gewöhnlich unvollständig, nur vorn, am Radius, ein wenig angefangen und im Übrigen entweder sehr fein und entfärbt oder sie fehlen ganz. Von den drei Cubitalzellen sind die beiden ersten klein, die 2. etwas kleiner als die 1. und ein wenig breiter als hoch, alle drei mehr oder weniger verschmolzen. Vena recurrens, die in die 1. Cubitalzelle mündet, ist unvollständig, gewöhnlich nur hinten angefangen und im Übrigen entweder ganz obliteriert oder als eine feine, farblose Ader entwickelt, weshalb die Discoidalzelle, die fünfeckig ist, im Allgemeinen nach aussen breit offen wird. Die Brachialzelle (Fig. 6 *br*) ist in der äusseren-hinteren Ecke offen und hier zugleich verlängert und

zugespitzt; dies Verhältniß hängt davon ab<sup>1</sup>, dass die 3. Abscissa des unteren Zweigs des Cubitus, die nach aussen die genannte Zelle abgrenzt, hier eine fast gerade und unmittelbare Fortsetzung der 2. Abscissa desselben Zweigs bildet, welche letztere sonst allein nach vorn die Brachialzelle schliesst; diese wird deshalb sehr lang, beinahe zweimal so lang als die Discoidalzelle; distalwärts geht dieselbe 3. Abscissa ramuli infer. cubiti, ein bogenförmiges Knie bildend, direkt in die meistens undeutliche Vena parallela über. Vena transversa ordinaria oder Nervulus ist immer gut entwickelt und postfurcalis, d. h. sie entspringt aus dem unteren Zweige des Cubitus, ein wenig hinter dessen Furca und ist schräg gestellt; die 2. Abscissa der Vena brachialis, d. h. derjenige Theil dieser Ader, der nach aussen von dem Nervulus



Fig. 8.

Rechtes Vorderbein von *Neonurus auctus* (THOMS.) ♀, von vorn gesehen. *pv* Pulvillus. *tr* Trochanter. Zeiss Obj. A. Oc. 1. Vergr.  $\times 40$ .

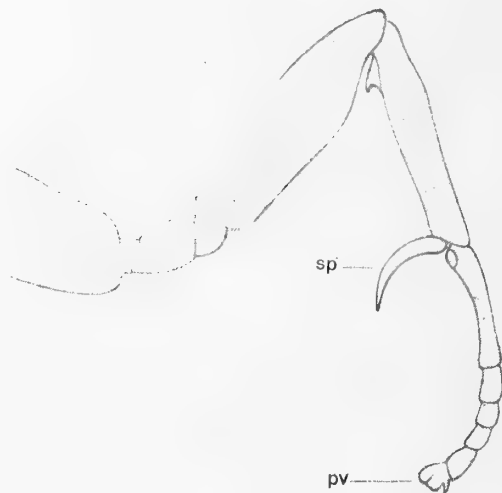


Fig. 9.

Rechtes Vorderbein von *Neonurus viennensis* (GIR.) ♀, von hinten und oben gesehen. *pv* Pulvillus. *sp* Sporn. Zeiss Obj. A. Oc. 1. Vergr.  $\times 60$ .

gelegen ist, kann bis zu der Kerbe am Hinterrand des Flügels verfolgt werden, ist aber ungefärbt und undeutlich; der Hinterrand nach innen von jener Kerbe wird in seinem ersten Drittel von einer schmalen Chitinkante verstärkt. Die vordere Basalzelle, »Cellule costale» (MARSHALL) (Fig. 6 c), erheblich länger als die mittlere, »Cellule mediane» (Fig. 6 m).

Das Geäder der Hinterflügel (Fig. 7) ist ganz ungefärbt, aber relativ kräftig. Die Subcosta, die anfangs in dem Costalrande selbst läuft, entfernt sich bald von diesem, um etwas hinter der Mitte des Flügels emporzusteigen und mit ihrem etwas erweiterten Endtheil in den Vorderrand zu münden; hier trägt sie eine Reihe von drei feinen Haken (Hamuli), von denen die beiden äussersten eine hakenförmig umge-

<sup>1</sup> Die Erklärung dieses Strukturverhältnisses, von RUTHE (a. a. O. pag. 9) sowie nach ihm von MARSHALL (a. a. O. pag. 550) gegeben, ist fehlerhaft, weil es gar nicht »die Fortsetzung des zweiten Brachialnervens« (»prolongation de la nervure anale«) ist, die jene Umknickung macht.

bogene Spitze besitzen. Der Radius entspringt aus dem Anfange des letzten Drittels der Subcosta, läuft fast ganz gerade und parallel mit dem Vorderrand und mündet kurz vor der Flügelspitze aus; Radialzelle einfach und gleichbreit. Der Cubitus theilt sich ziemlich weit vor der Mitte des Flügels in zwei Zweige, von denen der obere oder Vena basalis (Fig. 7 *vb*), der kräftig und wohl entwickelt ist, die Subcosta kurz vor der Einlenkungsstelle des Radius trifft; sein unterer oder hinterer Zweig ist wie Radius schwach und mehr oder weniger undeutlich, aber erreicht die Hinterecke des Flügels. Die Discoidalzelle fehlt. Die Vena transversa ordinaria oder Nervellus



Fig. 10.

Abdomen von *Neoneurus auctus* (THOMS.)  
♂, von oben gesehen. *fcp* Forceps. *p* Penis.  
*pl* Plica lateralis. Zeiss Obj. a\* Oc. 3.  
Vergr.  $\times 32$ .



Fig. 11.

Abdomen von *Neoneurus auctus* (THOMS.)  
♀, von oben gesehen. *pl* Plica lateralis.  
*t* Terebra. Zeiss Obj. a\* Oc. 3.  
Vergr.  $\times 32$ .

(Fig. 7 *n*), die den Cubitus mit dem Brachium verbindet, ist grob und wohl entwickelt und trifft den Cubitus ziemlich weit vor dessen Furca; sie ist ungebrochen und schickt keine Längsader, »nervure additionale« (MARSHALL), aus. Die Brachialader ist anfangs wohl entwickelt, aber nach aussen vom Nervellus setzt sie sich nur eine ganz kurze Strecke fort und erreicht folglich nicht den Hinterrand. Die Humeralader fehlt. Die vordere Basalzelle, »cellule costale« (MARSHALL), ist fast noch einmal so lang als »la cellule mediane«.

Die Beine (Fig. 8 und 9) ziemlich schlank, die hintersten nicht merkbar länger oder kräftiger als die übrigen; der 2. Trochanter undeutlich, nur als eine schwache Einschnürung des Schenkels abgesetzt; die Vorderbeine mit einfachem, die

beiden hinteren Paare mit doppeltem Sporn; die Sporen der hintersten Schienen um halb so lang wie der verlängerte Metatarsus; 1. Glied der Vordertarsen sehr verlängert, wenigstens so lang wie das 2. und 3. Glied zusammengenommen; sämtliche Beine mit kleinen und schwachen, jedoch deutlich unterscheidbaren Klauen.

Der Hinterleib schmal, beinahe linear, besonders beim ♀, nur halb so breit wie der Mesothorax, oben flach, unten kielförmig zusammengedrückt, beim Männchen (Fig. 10) eben so lang wie der Vorderkörper, beim Weibchen (Fig. 11) bedeutend länger als beim ♂, um die Hälfte länger als der Kopf und der Thorax zusammen. Er besteht aus 8 sichtbaren Segmenten, das 1. deutlich länger als breit, vor der seitlich etwas hinter der Mitte vorragenden Spiracularpartie nach der Basis hin verschmälert und dieser Theil (Petiolus) niedriger und gegen den hinter den Spirakeln gelegenen Theil (Postpetiolus) aufsteigend; dieser quer viereckig, abgeplattet und mit kurzen aber deutlichen Plicæ laterales (Fig. 10 und 11 *pl*) ausgestattet; der Seitenrand vor den Plicæ beim Männchen mit dichten und ziemlich langen Haaren, beim Weibchen mit mehr sparsamen Borstendörnchen besetzt; die ganze Rückenseite des Segments sehr fein

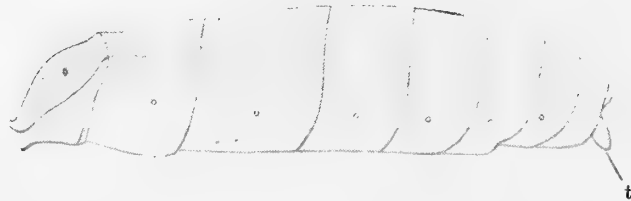


Fig. 12.

Abdomen von *Neonurus auctus* (THOMS.) ♀, von der Seite gesehen.  
t Terebra. Zeiss Obj. a\* Oc. 3. Vergr.  $\times 32$ .

längsgerunzelt und matt; das 2. und 3. Segment des Männchens quadratisch, die des Weibchens sogar etwas länger als breit, jenes an der Basis seitlich depressiert und fein längsgerunzelt, in der Mitte etwas zungenförmig ausgezogen und erhaben, die Fläche übrigens ausserordentlich fein und dicht chagriniert und matt; das 3. Segment wie die folgenden glatt und glänzend; das 4—8. Segment allmählich verkürzt. Die 1. Rückensutur diarthrodial mit sich nur berührenden Segmenten, 2. Sutura sehr fein und die fraglichen Segmente fest verbunden, die übrigen Suturen diarthrodial mit sich übergreifenden Segmenträndern. Die zwei Endsterniten des Weibchens zum Zwecke des Austritts der Terebra ihrer ganzen Länge nach gespalten.

Spiracula des Hinterleibs (Fig. 12) sind 7 Paar vorhanden, 1. und 2. Paar etwas hinter der Mitte, 3. und 4. gerade in der Mitte und die übrigen deutlich vor der Mitte des resp. Segments gelegen.

Der Bohrer (Terebra) (Fig. 12 t) ist sehr kurz, ragt nur wenig über die Spitze des letzten Segments hinaus und ist schräg nach unten gerichtet.

Die äusseren Forcepsschenkel des Männchens von der Seite gesehen dick und allmählich gegen die Spitze verschmälert, aber von oben (Fig. 10 *fc*) am Ende erweitert und schräg abgestutzt.

Das Weibchen unterscheidet sich vom Männchen durch erheblich längeren Hinterleib, durch abweichende Form der Augen und dadurch bedingtes schmäleres Gesicht, durch anders gebaute Vorderbeine und hellere Färbung.

*Geographische Verbreitung.* — Die Gattung ist nur aus der nördlichen paläarktischen Zone bekannt. Bis jetzt können nur folgende beide Arten einregistriert werden.

### 1. *Neoneurus auctus* (THOMSON).

*Elasmosoma aucta* THOMSON, Opusc. entom. Fasc. XX. 1895. p. 2276. 2.

*Neoneurus Halidayi* MARSHALL, in ANDRÉ, Species d. Hymén. Tom. V bis. 1897. p. 199. Pl. X. Fig. 3.

*Neoneurus halidayi* SZÉPLIGETI, in WYTSMAN, Genera insector. Fasc. 22 b. 1904. p. 118.

*Diagn.* — ♂ ♀. *Caput subtilissime transversim rugulosum, fronte sulco medio nullo.*

*Alæ fumatæ, basi pallidiores, venis crassis, subfuscis.*

*Alæ posticæ margine haud ciliatæ.*

*Tarsi antici elongati, tibiis fere duplo longiores.*

*Descript.* — ♂. Der Kopf, Thorax und 1. Abdominalsegment schwarz, Abdomen im Übrigen schwarzbraun.

Clypeus schwarz. Die Mundtheile schmutzig gelbroth, die Spitze der Mandibeln schwarzbraun.

Die Fühler bräunlich schwarz, dicht und fein abstehend behaart (Fig. 3).

Mesonotum matt, mit feiner lederartiger Skulptur und zugleich wie mit Nadeln sehr fein gestochen. Mesopleura fein runzlig punktiert, ihr oberer-hinterer Theil glänzend und äusserst fein skulptiert.

Die Beine gelbroth, die Hüften der hinteren Beine dunkler, pechbraun, die Hinterschienen gegen die Spitze und die Hintertarsen schmutzig gelbbraun. Die Vorderschienen nur halb so lang wie die Tarsen, deren 1. Glied so lang wie das 2. und 3. Glied zusammen sind; das 2.—5. Glied verlängert, 3—4 mal so lang wie breit; die Sporen der Vorderschienen fast gerade und ordinär gebaut, die Pulvillen nicht verlängert.

♀. — Das Gesicht gelbbraun. Clypeus, Mundtheile, unterer Theil des Prothorax und die Beine, einschliesslich der Hüften, elfenbeinweiss; die Spitze der Mandibeln braun. Die Hinterschienen gegen die Spitze und Hintertarsen etwas dunkler, schmutzgelb; das Klauenglied sämtlicher Füsse dunkel, rothbraun.

Die Fühler nackt, bräunlich schwarz, das 1. Glied und die Wurzel des 3. weissgelb, das 2. (Pedicellus) gelblich braun. — Die Färbung im Übrigen wie beim ♂.

Mesopleura wie beim Männchen fein runzlig punktiert, in ihrer oberen-hinteren Ecke, gleich unter den Flügeln, mit einem stark glänzenden und ganz polierten, gewölbten Felde (Speculum), das im Gegensatz zum Verhältnis des Männchens sich nicht unterhalb einer hier deutlichen, eingedrückten Linie erstreckt.

Die Vorderschenkel kräftig und gerade; die Vorderschienen auffällig kurz und kräftig, kürzer als der halbe Fuss und kaum länger als der Metatarsus, der ein wenig länger als das 2. und 3. Glied zusammen ist; ihr Sporn an der Basis verdickt, in seiner Endhälfte aber sehr fein, nadelförmig und ein wenig gebogen, etwas kürzer als der halbe Metatarsus; die Pulvillen verlängert, konisch und weit über die Klauenspitzen hinaus reichend (Fig. 8).

Körperlänge beim ♂ 3—3,5 mm., beim ♀ 4 mm.

*Geograph. Verbreitung.* — In Schweden bei Vittsjö in Skåne (1 ♂, coll. typ. THOMSONI in Museo entom. Lund.), in Småland 4 ♂, 3 ♀ von Prof. BOHEMAN (in Museo Holmiæ), in Upland bei Stockholm 1 ♂ von demselben (in Museo Holmiæ) und auf Gottland 1 ♂, 1 ♀ von demselben und 2 ♂ von BELFRAGE (ibidem) angetroffen. — In Norwegen ist 1 ♂ von Dr. E. STRAND bei Siredalen (Listers Amt) gefunden. — Übrigens nur aus England (Cornouailles) bekannt, wo MARSHALL die Art auf Umbelliferen gefangen hat.

## 2. *Neoneurus viennensis* (GIRAUD).

*Elasmosoma viennense* GIRAUD, in Annal. d. Soc. Entom. France. Sér. 5, Tom. 1.

1871. p. 301. ♂.

*Elasmosoma Viennensis* MARSHALL, in ANDRÉ, Species d. Hymén. Tom. IV.

1888. p. 554. ♂.

*Elasmosoma viennense* SZÉPLIGETI, in WYTSMAN, Genera insect. Fasc. 22 b.

1904. p. 103.

*Diagn.* — ♂ ♀. *Caput et mesonotum subtilissime alutacea, aciculata, fronte sulco longitudinali medio, subtili, nitido instructo.*

*Alæ posticæ margine posteriore et exteriori ciliatæ.*

*Tarsi antici tibiis haud vel parum longiores.*

*Descript.* — ♂. Die Fühler sehr dicht und fein abstechend pubesciert, rothbraun, das 1. und 2. Glied etwas dunkler.

Der Kopf sowie das Mesonotum sehr fein lederartig skulptiert und zugleich wie mit Nadeln fein gestochen. Die Stirn mit einer deutlichen, feinen, glänzenden medialen Längsfurche, die sich vom vordersten Punktauge, das in sie versenkt liegt, zwischen den Fühlern bis kurz vor deren Insertion erstreckt.

Die Mesopleuren sehr fein runzlig punktiert und kaum glänzend.

Die Flügel ganz glashell mit farblosen, pelluciden Adern, nur die Costa und das Stigma der Vorderflügel dunkelbraun. Die Hinterflügel am Hinter- und Aussenrand lang bewimpert.

Die Vorderschienen vollauf zwei Drittel so lang wie die Tarsen; deren Sporn deutlich gekrümmt und etwa halb so lang wie der Metatarsus, der ein wenig länger ist als das 2. und 3. Glied zusammen; das 2.—4. Glied allmählich verkürzt, deutlich länger als breit, aber verhältnismässig kurz. Die Pulvillen nicht verlängert.



Der Kopf, Thorax und 1. Abdominalsegment schwarz, der Hinterleib im Übrigen pechbraun.

Die Mundtheile mit dem Clypeus gelbroth, die Spitze der Mandibeln rothbraun.

Die Beine röthlich gelb, die Hüften mehr oder weniger pechbraun; die Hinterschienen, mit Ausnahme der Basis, sowie die Hintertarsen schmutzig gelbbraun.

♀. Die Fühler dünn und nackt, Scapus und Pedicellus zweimal so dick wie Funiculus; rothbraun, die 3—4 ersten Glieder blassgelb.

Die Flügel schwach rauchig, mit hellbraunen Adern, die Costa und das Stigma dunkelbraun. Die Hinterflügel bewimpert wie beim Männchen.

Kopf, Mesonotum und Mesopleura mit derselben (nur etwas feinerer) Skulptur als beim ♂; die Stirn mit der gleichen medialen Längsfurche und auf ihrem vorragendsten Theil, etwas unterhalb der Insertion der Fühler, mit zwei auffälligen, schmal konischen, spitzen, geraden, vorstehenden und elfenbeinweissen Stacheln, einem auf jeder Seite der genannten Furche, bewaffnet.

Metanotum mit einem deutlichen, feinen, mittleren Längskiele, der sich auch beim Männchen, aber nur im Allgemeinen schwächer entwickelt findet.

Die Vorderbeine (Fig. 9) sehr eigenthümlich und kräftig gebaut: die Schenkel verhältnismässig kurz und von oben nach unten stark gebogen; die Schienen eben so lang wie die kurzen, aber kräftigen Tarsen, mit auffallend stark entwickeltem Sporn, der stark gekrümmt und (nach dem Tode) gerade nach innen gerichtet und beinahe so lang wie der verlängerte Metatarsus<sup>1</sup> ist; dieser eben so lang wie der ganze übrige Tarsus; 3. und 4. Glied sehr kurz, fast breiter als lang; überdies tragen dieselben Schienen am Grunde einen starken, gekrümmten, nach unten und hinten gerichteten, spitzen Dorn; die Pulvillen kräftig und breit, aber nicht verlängert; die Klauen ungleichförmig, die eine kurz, kräftig und gekrümmt, ein wenig kürzer als der Pulvillus, die andere viel länger und gracil, fast gerade, ein wenig über den Pulvillus hinausreichend (nur jene in der Figur sichtbar).

Das Gesicht (einschliesslich der Wangen), Clypeus, Mundtheile, der grössere (untere) Theil des Prothorax, Schultern, Flügelwurzel und Beine (einschliesslich der Hüften) elfenbeinweiss; die äusserste Spitze der Mandibeln rothbraun; Schienen und Füsse der Hinterbeine etwas dunkler, schmutzig gelbroth; Klauenglied sämtlicher Füsse, insbesondere der Vorderbeine, braunroth. Kopf und Thorax im Übrigen sowie das 1. Segment des Hinterleibs schwarz, das 2.—8. Segment des letzteren braun, das 3. und folgende Segmente an der Basis, besonders das 3., breit gelblich gezeichnet.

Körperlänge: ♂ 2,5—3 mm., ♀ 3,75 mm.

*Geograph. Verbreitung.* — In *Schweden* in Skåne bei Fågelsång in der Nähe von Lund 1 ♂ (coll. THOMSONI, in Museo Entom. Lund), in Småland 2 ♂, 1 ♀ von BOHEMAN (in Museo Holmiæ) und in Lappland 1 ♂ von demselben (Mus. Holmiæ) angetroffen. In *Dänemark* ist 1 ♂ auf Lolland und 1 ♂ auf Falster (coll.

<sup>1</sup> In der Figur erscheint er zufolge der Lage, worin das Bein gezeichnet wurde, kürzer als er in der That ist.

Musei Havniæ) gesammelt. — Übrigens nur aus *Oesterreich* (bei Wien, GIRAUD) und *Holland* (bei Exaeten, WASMANN) bekannt.

Das Weibchen war bis jetzt unbekannt.

## 2. Genus **Elasmosoma** RUTHE.

*Elasmosoma* RUTHE, Beiträge zur Kenntn. d. Bracon. Berlin. Entom. Zeitschr. Jahrg. 2. 1858. p. 7. Taf. III. 2.

*Elasmosoma* GIRAUD, in Annal. d. Soc. Entom. de France. Sér. 5. Tom. 1. 1871. p. 299, ex parte.

*Elasmosoma* MARSHALL, in ANDRÉ, Species d. Hymén. Tom. IV. 1888. p. 549. ex parte.

*Elasmosoma* THOMSON, Opusc. entom. Fasc. XX. 1895. p. 2276, ex parte.

*Elasmosoma* ASHMEAD, Classific. of the Ichneum. flies. 1900. p. 131.

*Elasmosoma* SZÉPLIGETI, in WYTSMAN, Genera insect. Fasc. 22 b. 1904. p. 103, ex parte.

*Diagn.* — *Caput occipite plano.*

*Antennæ capite thoraceque conjunctis breviores, maris 14-articulatæ, feminae 13-articulatæ, articulis brevibus.*

*Scutellum a mesoscuto sulco transverso subtili, antrorsum curvato discretum.*

*Metathorax postice truncatus et abrupte declivis.*

*Alæ anticæ cellula radiali brevi, incompleta, extrorsum aperta; cellulis cubitalibus tribus, 1:ma et cellula discoidali confluentibus.*

*Alæ posticæ nervello nullo; margine posteriore et exteriori ciliatæ.*

*Abdomen segmentis 2:o et 3:o brevibus, transversis.*

*Sexus statura similes.*

*Descript.* — Der Körper sehr fein pubesciert, gedrungen. Der Kopf und Thorax gross und breit, der Hinterleib schmal und kurz.

Der Kopf gross, beim ♀ um ein Viertel, beim ♂ kaum breiter als der Mesothorax, der Hinterkopf fast ganz flach; das Gesicht oberhalb der Fühler ebenso fast flach, unten sehr gewölbt. Clypeus von der Stirn nicht abgesetzt. Kopf im Übrigen wie bei *Neoneurus* gebaut.

Die Augen stimmen mit denen des *Neoneurus* überein.

Die Fühler des Männchens (Fig. 13) 14-, die des Weibchens 13-gliedrig, bedeutend kürzer und auch dicker als bei *Neoneurus*, beim ♂ kaum so lang wie der Kopf und Thorax zusammen, beim ♀ merkbar kürzer und nicht länger als der Thorax allein, bei jenem kurz und dicht behaart, bei diesem fast nackt, nur mit mikroskopischen, anliegenden Härchen besetzt; die beiden ersten Glieder (Scapus und Pedicellus) des Männchens sowie des Weibchens ein wenig dünner als die ersten Glieder des Flagellums; die Fühler des ♂ dick und ein wenig borstenförmig, die Glieder des Flagellums kaum zweimal so lang wie breit und deutlich von einander abgesetzt, die Fühler des ♀ dünner, annähernd schmal spulförmig, mit sehr kurzen und dicht an einander liegenden Gliedern, die kaum länger als dick sind. Die Insertion der Fühler wie bei *Neoneurus*.

Die Mandibeln wie bei jener Gattung gebaut.

Die Taster sind auch hier ausserordentlich kurz und die Maxillartaster 2-gliedrig, die Labialtaster 1-gliedrig; sie weichen von *Neoneurus* ab nur durch das etwas gestrecktere 1. Glied der vorigen, das um zwei Drittel so lang wie das mehr gleichbreite Endglied ist.

Der Thorax ist wesentlich wie bei *Neoneurus* gebaut, aber unterscheidet sich dadurch, dass Parapsidenfurchen (Notauli) ganz fehlen, dass das Scutellum durch eine, enge, nach vorn gebogene Querfurchen vom Scutum abgegrenzt wird, das Postscutellum nur als ein kurzer, feiner Längskiel ausgebildet ist und vor allem durch die Form des sogen. Metanotums; dies ist hinten quer abgestutzt und fast senkrecht abfallend und hier ringsum scharf umrandet; die ganze Fläche des Metanotums fein netzartig gerunzelt und etwas glänzend. Mesopleuren fein runzlig punktiert, hinten glänzend und poliert.

Die Vorderflügel (Fig. 14) kaum über den Hinterleib hinausragend und zwar bei beiden Geschlechtern, hyalin. Das Geäder grösstentheils fast entfärbt und deshalb undeutlich, zum Theil auch ganz verloschen; die Adern im Basaltheil der Flügel gut entwickelt, die der äusseren Hälfte meistens nur als mehr oder weniger undeutliche, bräunliche Abschattungen der Membran erscheinend. Die grösstentheils fest mit einander verbundenen Costa und Subcosta, sowie das grosse, breit eirunde Stigma dunkelbraun; die Subcosta an der Einlenkungsstelle der Vena basalis, wie bei *Neoneurus*, mit einem gewöhnlich markierten schwärzlich braunen Flecke, der sich auch mehr oder weniger auf deren kurzen, zwischen dem genannten Punkt und dem Stigma gelegenen Theil<sup>1</sup> ausdehnt. Der terminale Appendix des Stigma spitz endigend und meistens etwas gestreckter als bei *Neoneurus*.

Das Geädersystem ist offenbar nach demselben Schema wie bei *Neoneurus* gebildet. Von sämtlichen Adern ist der Radius im Allgemeinen am deutlichsten

<sup>1</sup> Die genannte kurze Abscissa der Subcosta lässt unter dem Mikroskop sowohl bei dieser wie der vorigen Gattung auf der Oberseite des Flügels ein Feldchen mit stark lichtbrechenden, dichten, rundlichen Pünktchen erkennen, bei *Elasmosoma* nur 20, bei *Neoneurus* 30—40 an der Zahl, das den grösseren Theil deren Oberfläche einnimmt und die feine Behaarung der Membran ganz entbehrt. Die fraglichen Pünktchen sind alle gleichgross und haben ungefähr denselben Diameter wie die Haargrübchen oder um 0,003—0,004 mm, stehen aber viel dichter als diese. Sie scheinen je ein ganz kurzes und ebenfalls stark lichtbrechendes, konisches oder ein wenig zusammengedrücktes Zäpfchen zu tragen (Sinnesorgan?).

Dergleichen Feldchen mit lichtbrechenden runden Pünktchen, zum Theil von grösserer Ausdehnung, habe ich an der Wurzel der Costa, sowohl auf der Ober- wie der Unterseite des Flügels beobachtet.

Ausser jenen Feldchen mit kleineren Pünktchen kommen bei beiden Gattungen auffällige, noch einmal so grosse, zerstreute, ähnliche, sehr lichtbrechende, runde Pünktchen vor, die 0,006 mm. im Diam. messen und sowohl längs dem Hinterrand des Stigma als auch auf dem Radius stehen und zwar bei der Gattung *Neoneurus* in grösserer Zahl als bei *Elasmosoma*.

Fig. 13.

Fühler der linken Seite von *Elasmosoma berlinense* RUTHE ♂, von unten gesehen. Zeiss Obj. a\* Oc. 3. Vergr.  $\times 35$ .

entwickelt und zwar in ihrem Grundtheil, er entspringt ein wenig vor der Mitte des Stigma und ist zweimal gekniet; dieser deutlicher hervortretende Theil (1., 2. und ein grösserer oder kleinerer Theil der 3. Abscissa), der als eine wirkliche Ader entwickelt ist, reicht bis vor das Ende des Stigma; in seinem übrigen Theil ist der Radius ganz erloschen und allein durch eine schwächliche, nur in Schiefbeleuchtung erscheinende, bräunliche Abschattung der Membran angedeutet, die nahe am Costalrande vor der Flügelspitze endigt; falls diese Abschattung als die Fortsetzung des Radius mitgerechnet wird, erscheint die Radialzelle schmal, lanzettlich und erinnert zunächst an dieselbe bei den Gattungen *Agathis* und *Earinus*, ist aber in der That

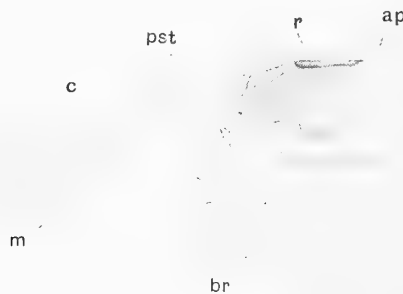


Fig. 14.

Rechter Vorderflügel von *Elasmosoma berlinense* RUTHE ♂. Bezeichnungen wie in Fig. 6. Zeiss Obj. a\* Oc. 3. Vergr.  $\times 38$ .

vb

Fig. 15.

Rechter Hinterflügel von *Elasmosoma berlinense* RUTHE ♂. vb Vena basalis. Zeiss Obj. a\* Oc. 3. Vergr.  $\times 38$ .

unvollständig und nach aussen offen. Zuweilen wird gleich ausserhalb des Punkts, wo der deutliche Grundtheil des Radius endet, eine feine, ebenso allein durch eine bräunliche Abschattung angedeutete Querader wahrgenommen, die den schmalen Endtheil (Appendix) des Stigma erreicht und in ihrer Lage dem dicken und wohl entwickelten 4. Abschnitt des Radius bei *Neoneurus* ganz entspricht. — Der distale Theil des Cubitus, der aus der Mitte oder ein wenig vor der Mitte der Vena basalis entspringt, ist anfangs gewöhnlich ganz verloschen, wodurch die 1. Cubitalzelle und die Discoidalzelle verschmelzen; Cubitus übrigens ebenfalls mehr oder weniger erloschen oder nicht ausgefärbt und fein; ganz dasselbe gilt von der 1. Cubitalquerader; die 2. wiederum ist meistens deutlich; die 1. und 2. Cubitalzelle deshalb oft verschmolzen, aber die 2. selten nach aussen gegen die 3. ganz offen; die Zellen sind

von derselben Form und gegenseitigen Grösse wie bei *Neoneurus*. — Vena recurrens, welche die Discoidalzelle nach aussen schliesst, meistens sehr fein, farblos und deshalb schwer sichtbar. — Die Brachialzelle stimmt mit derselben bei *Neoneurus* überein, aber die 2. Abscissa der Vena brachialis, die deren hintere Begrenzung bildet, ist fast ganz verwischt. »Cellule costale» (MARSHALL) ist deutlich länger als »la cellule médiane».

Das Geäder der Hinterflügel (Fig. 15) ist schwächer entwickelt als bei *Neoneurus* und hyalin. Die Subcosta läuft auch am Grunde vom Vorderrand selbst ganz getrennt hin, ehe sie etwas hinter der Mitte des Flügels in denselben mündet. Der Radius undeutlich und S-förmig gebogen, und in die Flügelspitze selbst ausmündend; die Radialzelle einfach. Cubitus und Brachium sind nur an der Wurzel deutlich, dieses grösstentheils ganz erloschen. Der kurze, obere Zweig des Cubitus od. Vena basalis sehr fein und undeutlich. Nervellus fehlt vollständig, es ist daher keine »cellule médiane» vorhanden. Der Aussen- und Hinterrand des Flügels, die Analecke ausgenommen, deutlich bewimpert.

Die Beine relativ kurz und kräftig. Die Sporen der Vorderschienen bei beiden Geschlechtern sind ordinär, diejenigen der Hinterschienen etwas stärker entwickelt als bei *Neoneurus*, beim Männchen beinahe so lang wie der Metatarsus, beim Weibchen höchstens drei Viertel so lang wie dieser. Das 1.—4. Glied der Vordertarsen allmählich verkürzt. Die Klauen sämtlicher Füsse deutlich, aber klein und fein<sup>1</sup>, beim ♂ über die hier kurzen und dicken Pulvillen deutlich hinausragend; die Pulvillen der Vorder- und Hinterfüsse beim ♀ verlängert, schmal konisch und gerade, weit über die ausserordentlich kleinen und reduzierten Klauen hinausragend; die Pulvillen der Mittelbeine kürzer und dicker und nicht, wie diejenigen der übrigen Füsse, in der Verlängerung des Gliedes gerichtet, sondern einen Winkel mit diesem bildend. Die Beine sind im Übrigen wie bei *Neoneurus* gebaut.

Der Hinterleib ist bei beiden Geschlechtern von der gleichen Länge und Form, fast eben so lang wie der Kopf und Thorax zusammen und um zwei Drittel so breit wie der Mesothorax; das 1. Segment stimmt sowohl in Form wie Skulptur mit demselben von *Neoneurus* überein; das 2. und 3. viel kürzer als bei jener Gattung, quer und fast zweimal so breit wie lang, sehr dicht und fein chagriniert und matt, an den Seitenrändern, wie alle folgenden Segmente, glänzend glatt; die 4 letzten Sterniten des Weibchens ihrer ganzen Länge nach gespalten. Die Suturen und der Bau des Hinterleibs im Übrigen wie bei *Neoneurus*.

Der Bohrer sowie die Forcipes stimmen mit denselben der genannten Gattung überein.

*Geograph. Verbreitung.* — Aus Europa ist nur die nachstehende Art bekannt. Ausserdem sind drei Arten: *E. Bakeri* ASHM., *Schwarzii* ASHM. und *Pergaudii* ASHM. aus Amerika (Colorado und Washington Terr.), die erste nur im männlichen, die zwei letzteren nur im weiblichen Geschlecht, von ASHMEAD<sup>2</sup> beschrieben worden.

<sup>1</sup> Sie sind schon mit der Zeiss'schen Anastigmat. Lupe bei Vergröss.  $\times 16$  deutlich zu sehen.

<sup>2</sup> W. H. ASHMEAD, Proc. Entom. Soc. Washington. Vol. III. 1895. p. 282—283.

1. *E. berolinense* RUTHE.

*Elasmosoma Berolinense* RUTHE, Beitr. z. Kenntn. d. Braconiden. Berlin. Entom. Zeitschr. 1858. p. 7. Taf. III. 2.

*Elasmosoma Berolinense* GIRAUD, Annal. d. Soc. Ent. de France. Sér. V. Tom. I. 1871. p. 299.

*Elasmosoma Berolinensis* MARSHALL, in ANDRÉ, Spec. d. Hymén. Tom. IV. 1888. p. 552.

*Elasmosoma Berolinensis* THOMSON, Opusc. entom. Fasc. XX. 1895. p. 2276.

*Elasmosoma berolinense* SZÉPLIGETI, in WYTSMAN, Genera insect. Fasc. 22 b. 1904. p. 103.

*Descript.* — Der Kopf sehr fein quer gerunzelt und matt. Mesonotum fein chagriniert, matt.

Der Kopf und Thorax ganz schwarz, der Hinterleib pechschwarz.

♂. — Fühler bräunlich schwarz, die 2 ersten Glieder, besonders das 2., etwas heller. Der Mund braunroth, die Taster ein wenig heller.

Die Beine gelbroth bis gelbbraun, die Hüften gewöhnlich dunkler, pechbraun, die Klauen schwarz.

♀. — Fühler pechbraun, das 2. Glied und die Basis des 3. heller, röthlich. Der Mund ebenfalls heller als beim ♂.

Die Beine (einschl. der Hüften) schmutzig blassgelb, die Klauen und Pulvillen schwarz.

Körperlänge: 2—2,5 mm., das ♀ im Allgemeinen ein wenig kürzer.

*Verbreitung.* — In *Schweden* in Skåne am Ringsjön und bei Herrevadskloster von THOMSON, in Småland und auf der Insel Gottland von BOHEMAN und in Upland bei Upsala von Dr. A. ROMAN in mehreren Individuen, aber ausschliesslich Männchen angetroffen. — In *Dänemark* in Geele Wald auf Nord-Sjælland von KONSERV. SCHLICK in zahlreichen Exx. und zwar von beiden Geschlechtern gesammelt.

Die Art ist früher aus *Deutschland*: Berlin (RUTHE), Glogau (ZELLER) und Aachen (FOERSTER), *Frankreich*: Fontainebleau (GIRAUD), *Oesterreich*: Steiermark (GIRAUD), *Ungarn* (SZÉPLIGETI) und *Holland*: Exaeten (WASMANN) bekannt.

## 3. Zur Biologie der Gattungen.

Beide Genera beanspruchen vielleicht in biologischer Hinsicht ein nicht geringeres Interesse als aus morphologischem Gesichtspunkt und nehmen dadurch eine Sonderstellung unter den Braconiden ein. Soweit bekannt ist, sind sie nämlich die Einzigen innerhalb dieser grossen Gruppe von Schmarotzerwespen, die, wenigstens einige der Arten, für ihre Existenz an die Gesellschaften der Ameisen gebunden, also sog. Myrmecophilen sind<sup>1</sup>. Sie leben hier als die geschworenen

<sup>1</sup> Gewisse Arten von der eigenthümlichen und abweichenden Braconidengattung *Paxylomma* BRÉB. sind zwar von GIRAUD u. a. oft konstant in der Nähe von Ameisenkolonien beobachtet

Feinde der Ameisen und ihr Zusammenleben mit denselben fällt folglich unter diejenige Art von Ameisensymbiose, die von WASMANN »Synechtrie« genannt worden ist. Ihre Aufgabe in dem grossen Haushalt der Natur ist es demnach, nebst einigen Pteromaliden und Proctotrupiden, verschiedenen Phoriden u. a., der Vermehrung der Ameisen eine gewisse Grenze zu setzen.

Mit Bezug auf *Elasmosoma* sprach schon RUTHÉ l. c. die Vermutung aus, dass die von ihm beobachtete Art irgend eine Ameisenart schmarotzend besuche. GIRAUD<sup>1</sup> meinte später feststellen zu können, dieselbe Art sei »réellement formicophile«. Er traf sie immer an die Ameisenhaufen (*Formica rufa* L.) gebunden, das Weibchen an die Haufen selbst, das Männchen auf Gräsern und Kräutern in deren Nähe, und führt über ihr Betragen folgendes an: »L'insecte volait à peu de distance des Fourmis et se soutenait souvent assez longtemps dans l'air tout près de l'entrée des galeries, ou se posait à peu de distance sur le sable fin qui servait de base à la fourmilière« und er fügt hinzu: »Je n'ai rien pu saisir de ses rapports particuliers avec les Fourmis, qui, d'ailleurs, n'avaient pas du tout l'air de s'inquiéter de sa présence«. Es scheint erst Abbé PIERRE<sup>2</sup> gelungen zu sein, durch direkte Beobachtungen ihre näheren Verhältnisse zu den Ameisen zu erforschen und ihren wirklichen Parasitismus bei diesen nachzuweisen. Er beobachtete ein Weibchen, »introduisant successivement sa tarière dans un des derniers anneaux de l'abdomen de plusieurs individus de *Formica rufa* et y déposant un œuf à chaque piqure«. »L'œuf éclot donc«, heisst es weiter, »dans l'intérieur du corps de la Fourmi et la larve qui en sort vit aux dépens de l'hôtesse, qui doit payer de sa vie l'abri et la protection qu'elle procure à son ennemi«. Sie sticht also die vollgebildeten Ameisen an und lebt entoparasitisch bei diesen. Die Beobachtung ist einige Jahre später von WASMANN<sup>3</sup> bestätigt worden, der als Wirththier für die Art, ausser *Formica rufa* L., »plus rarement« *Formica pratensis* DE GEER angibt. »Il voltige«, sagt er, »en plein soleil

worden, und man hat aus diesem Grunde den Schluss ziehen wollen, dass sie bei ihnen parasitisch leben, aber einige direkte Beobachtungen, die ihre nähere Relation zu den Ameisen beleuchten, liegen, so viel ich weiss, bis jetzt nicht vor. Siehe J. GIRAUD, Verhandl. d. zool.-botan. Gesellsch. in Wien. Bd. VII. 1857. p. 162 ff. und Annal. d. Soc. Entom. de France. Sér. IV. Tom. X. 1870. Bulletin entom. p. LXIV. N. ARNOLD, Hor. Soc. Entom. Ross. Tom. XVI. 1881. p. 148 und T. A. MARSHALL in ANDRÉ's Spec. d. Hymén. Tom. V. 1891. p. 625 ff. und Tom. V bis. 1897. p. 251. — Nachdem die Abhandlung an die K. Physiogr. Gesellschaft eingeleistet und daselbst vorgetragen worden war, habe ich einen Aufsatz von R. COBELLI »Il *Pachylomma Cremieri* DE ROMAND ed il *Lasius fuliginosus* LATR.« in Verhandl. d. zool.-botan. Gesellsch. in Wien Bd. LVI. 1906. p. 475 ff. bemerkt. Aus dessen Beobachtungen geht hervor, dass »quando nell' Ottobre i *Lasius* trasportano le loro larve dal nido d'estate sul salice, al nido d'inverno sottoterra ai piedi del salice, il *Pachylomma* innesta i suoi uovi sulle larve dei *Lasius*« und dass folglich auch *Pachylomma* unzweifelhaft als Schmarotzer an die Gesellschaften der Ameisen gebunden ist.

<sup>1</sup> Annal. d. Soc. Entom. France. Sér. 5. Tom. I. 1871. p. 300.

<sup>2</sup> Abbé PIERRE, Un parasite des fourmies (*Elasmosoma berolinense* RUTHÉ). Rev. Sc. Bourbonn. Tom. VI. 1893. p. 112. — Diese Arbeit kenne ich nur durch E. OLIVIER's Referat über PIERRE's Beobachtung in Annal. Soc. Entom. France. Vol. LXII. 1893. Bulletin. p. LXXI, woraus also die oben angeführten Zitate geholt sind. Vergl. E. WASMANN, Krit. Verzeichn. d. myrmekophil. und termitophil. Arthropoden. Berlin 1894. p. 36—37.

<sup>3</sup> Siehe T. A. MARSHALL in ANDRÉ's Species d. Hymen. Tom. V bis. 1897. p. 188—189.

au-dessus des fourmilières, planant sur les habitants et se lançant sur leurs corps. Ceux-ci en apercevant leurs ennemis, s'irritent et sautent en l'air, essayant de mordre; j'ai observé cette manœuvre à plusieurs reprises. La femelle d'*Elasmosoma*, fondant sur une fourmi, paraît pondre son œuf dans l'abdomen de l'ouvrière, entre les segments; elle se trouve rarement à l'intérieur des fourmilières . . . ». Nach FOREL<sup>1</sup> lebt die betreffende Art bei allen *Formica*-Arten, bei *Camponotus* und bei *Lasius niger* L.

Aus unserem Land liegen keine Beobachtungen vor über deren Lebensart, ausser dass sie bei Ameisenhaufen vorkommen. In Dänemark hat Konservator SCHLICK im Mai und im Juni beide Geschlechter in grosser Anzahl aus Ameisenhaufen der *Formica rufa* gesammelt.

Über die Oekologie der Gattung *Neoneurus* gibt es meines Wissens in der Literatur nur eine Beobachtung von WASMANN<sup>2</sup>, die sich auf *Neoneurus viennensis* (GIR.) bezieht. WASMANN hat nämlich im Frühling in Holland diese Art in einem seiner »fourmilières d'observation« ausgebrütet »d'un cocon attaché à l'abdomen excavé d'une *Formica rufa*«. Von der Lebensweise des *Neoneurus auctus* ist nichts bekannt, aber wahrscheinlich ist auch diese Art an Ameisenkolonien gebunden.

Die Kenntnis von den Lebensgewohnheiten der hierhergehörigen eigenthümlichen Formen dient nun dazu, neues Licht über mehrere Züge der auffälligen und vom Männchen stark abweichenden Charaktere des Weibchens zu werfen und machen sie gewissermassen verständlich. Unter diesen Gesichtspunkt fallen vor allem die in vielen Hinsichten eigenthümliche Umbildung der Vorderbeine beim Weibchen mit deren kräftig entwickelten, meistens stark verlängerten Pulvillen, die auffällige Bildung der Sporen u. s. w., alles sekundäre Geschlechtsstrukturen, die als Anpassungen zwecks eines besseren Anklammerns des Weibchens ans Wirththier während des Anstechens- und Eierablegensaktes aufzufassen sein dürften.

#### 4. Über die systematische Stellung der Gattungen.

In Bezug auf die Stellung der beiden Gattungen im Braconidensystem sind sehr divergierende Meinungen ausgesprochen worden. HALIDAY, der zuerst die Gattung *Neoneurus* unterschied, hatte sie an die Gattung *Bracon* F. angeschlossen. MARSHALL, a. a. O., Tome IV, S. 173, brachte sie »provisoirement«, im Anschluss an HALIDAY, in seiner Subfamilie *Braconidæ* unter den Cyclostomen an. Später, in Tome V bis, S. 198, nachdem er die Gelegenheit gehabt hatte, selbst das Thier zu untersuchen, spricht er folgendes Urtheil in der Frage aus: »La question de sa place systématique n'est pas facile à résoudre; il n'appartient pas aux Cyclostomes, et l'ensemble de ses caractères le rapproche plutôt des Aréolaires, où il peut être

<sup>1</sup> A. FOREL, Les Fourmis de la Suisse. 1874. p. 425 und Compt. rend. d. Soc. Entom. Belg. 1890.

<sup>2</sup> Siehe T. A. MARSHALL a. a. O.



regardé comme genre anormal, faisant suite aux *Orgilus*». Dass MARSHALL dessen nahe Affinität mit Genus *Elasmosoma* nicht erkannt hat, von welcher Gattung er, nach deren Erörterung im ersten Band seiner Monographie, auch über Material disponiert hat (siehe Tom. V bis, S. 188), ist recht merkwürdig, geht aber deutlich aus der Fortsetzung hervor: »la nervulation n'est comparable à celle d'aucun de nos genres».

Innerhalb der Cyclostomen und derselben Subfamilie *Braconinae* finden wir *Neoneurus* fortwährend angebracht von DE DALLA TORRE in Catal. Hymen. Vol. IV, Lipsiæ 1898, S. 254. Von ASHMEAD, a. a. O., S. 130 wurde *Neoneurus* mit Gen. *Elasmosoma* unter seiner Subfam. *Microgasterinae* zusammengebracht, und dieser Forscher ist der einzige, der gleichzeitig die nahe Verwandtschaft zwischen beiden erkannt und sie doch generisch unterschieden<sup>1</sup> hat.

In SZÉPLIGETI'S Bearbeitung der Braconiden in WYTSMAN'S Genera Insector. Fasc. 22 b, S. 118 — meines Wissens die letzte Arbeit, wo die Gattung *Neoneurus* erwähnt wird — findet man dieselbe in seiner Subfam. *Agathinae* untergebracht, während *Elasmosoma* a. a. O., S. 103 zur Subfam. *Microgasterinae* geführt wird. Beide Gattungen werden folglich im System weit auseinandergehalten.

Über die Gattung *Elasmosoma* und deren Affinitäten äussert sich RUTHE, der sie aufgestellt hat, folgendermassen (a. a. O., S. 7): »einer der sonderbarsten mir bekannten Braconen. Mit keinem steht er in naher Verwandtschaft, was Fühler- und Tasterbildung anbetrifft und hinsichts seines Flügelgeäders sogar ganz allein; der schmale Scheitel und die Einrichtung des Mittlrückens nähern ihn einiger-massen den Mikrogastern». GIRAUD, a. a. O. (1871), S. 299 meinte, sie gehöre »au groupe des Aréolaires, où il se place auprès du genre *Microdus*», also in die Subfam. *Agathididae* (MARSH.).

Nach MARSHALL, a. a. O. Tom. IV, S. 551 zeigt *Elasmosoma* — in welcher Gattung er nach GIRAUD'S Vorbild auch die Art *viennense* GIR. mit einbegreift — »d'un côté une analogie spéciale avec les *Microgaster*, tandis que, de l'autre elles se rattachent aux *Agathis*. Toutefois je les regarde», sagt er, »comme tout à fait distinctes de ces deux genres; les écarts de conformation qu'elles présentent avec les autres membres de la tribu sont très importants», und da er selbst nicht konnte »en étudier quelque représentant en nature», so fügt er zuletzt hinzu: »je ne puis que les laisser provisoirement parmi les Aréolaires, seule place qu'ils peuvent occuper dans notre système».

Derselbe Platz und zunächst im Anschluss an die Gattung *Mirax* HAL. wird *Elasmosoma* von THOMSON, a. a. O., Fasc. XX, S. 2276, von SCHMIEDEKNECHT, a. a. O., S. 520 und anderen angewiesen. THOMSON, der leider die Gattung ganz kurz behandelt hat und sie nicht einmal in seinen »Conspectus generum» aufnimmt, fügt hinzu, dass »dess plats i systemet ej är fullt säker». —

<sup>1</sup> Die von ASHMEAD ausgesprochene Auffassung fusst offenbar auf FOERSTER a. a. O., S. 244 (vgl. S. 283), mit dessen Genus *Eclites* ASHMEAD die Gattung *Neoneurus* HAL., aber, wie schon oben hervorgehoben wurde, nach meiner Meinung ohne Grund, für identisch hält.

Aus meiner oben gegebenen Charakteristik der Gattungen dürfte deutlich hervorgehen, dass beide nahe mit einander verwandt sind. Mit den Cyclostomen zeigt augenscheinlich keine von beiden nähere Verwandtschaft und ebenso wenig mit den Gruppen *Exodontes*, *Cryptogastres* und *Flexiliventes*. Das abweichende und für sich stehende Genus *Paxylomma* DE BRÉB. (Gruppe *Paxylommatidae*) zeigt zwar durch seinen grossen, transversalen Kopf und seinen gedrungenen Thorax u. s. w. eine gewisse habituelle Ähnlichkeit, sowie auch die Lebensweise übereinstimmend sein dürfte, aber der Kopfbau im übrigen, Mundtheile, Flügel, Beine, Hinterleib und andere Strukturmerkmale, welche einzig eine wirkliche Affinität begründen können, sind wesentlich verschieden.

Die Hauptabtheilung, wo man sie zunächst unterbringen möchte, ist WESMAEL'S Gruppe *Areolarii* wegen der relativ kleinen 2. Cubitalzelle der Vorderflügel. Habituell schliessen sie sich hier zunächst an die *Microgasterinen* an infolge des gedrungenen Thorax mit dessen breitem, hoch gewölbtem, fast buckeligem Mesonotum, das Notauli entbehrt, durch den grossen, aber kurzen und breiten Kopf, der sich eng an den Thorax schliesst, durch den sessilen Hinterleib und die langen Sporen der Hinterbeine. Die *Microgasterinen* weichen indessen beträchtlich ab durch den kurzen Hinterleib mit dessen meistens verlängertem Bohrer und grosser, an der Spitze ausgezogener Ventralklappe, die dicken Fühler, die gewöhnlich behaarten Augen und nicht am wenigsten durch das Geäder der Flügel, mit der im allgemeinen grossen Radialzelle der Vorderflügel, die fast die Flügelspitze erreicht, nebst den 2 Radialzellen und der geschlossenen Discoidalzelle der Hinterflügel u. s. w.

Mit der Gruppe *Agathidinæ* herrscht Übereinstimmung mit Bezug auf die nackten Augen, den längeren Hinterleib, die dünneren Antennen und vor allem durch die kurze und schmale, von der Flügelspitze entfernte Radialzelle der Vorderflügel, deren Brachialzelle hinten nach aussen offen ist, sowie auch durch die einfache Radialzelle der Hinterflügel. Die *Agathidinen* unterscheiden sich jedoch scharf in folgenden Hinsichten: dem ganzen Habitus, dem mehr oder weniger triangulär verlängerten Gesicht, den stark entwickelten Notauli des langgezogenen, nach vorne sich verjüngenden Mesothorax, der verlängerten Terebra und der deutlichen und spitzen Ventralklappe, nebst dem im allgemeinen gebrochenen Nervellus der Hinterflügel, aus dem eine Längsader nach dem Hinterrand des Flügels hin entspringt. Sowohl *Microgasterinæ* als *Agathidinæ* und überhaupt alle *Areolarii* grenzen sich von den beiden betreffenden Genera ab durch den ausgehöhlten Hinterkopf, die langen, vielgliedrigen Taster, nebst der minimalen, dreieckigen oder unvollständigen 2. Cubitalzelle und der langen Medianzelle (*»cellule médiane«* MARSHALL) der Vorderflügel, welch letztere ebenso lang oder etwas länger ist als die Costalzelle (*»cellule costale«* MARSHALL).

In der Subfam. *Cardiochilinæ*, die von ASHMEAD, *Classific. of the Ichneumon Flies etc.*, S. 130 als »a good groupe, intermediate between the *Agathidinæ* and the *Microgasterinæ*» aufgefasst wird, lassen sich unsere Gattungen auch nicht unterbringen. Diese Subfamilie weicht unter anderem ab durch die mehr als 30-gliedrigen Fühler, die

behaarten Augen, die vielgliederigen Taster, die wohl ausgebildeten Notauli, die grosse 2. Cubitalzelle, die grosse, vollständig geschlossene und aussen stark ausgeschweifte Radialzelle der Vorderflügel, die die Flügelspitze erreicht u. s. w.

In Bezug auf die Bildung des Hinterkopfes schliessen sich unsere Genera näher an die so gut wie ausschliesslich auf negative Merkmale basierte und deshalb wenig natürliche Hauptabtheilung *Polymorphi* mit deren im allgemeinen konvexem Occiput an. Und durch ihre minimalen, 2-gliederigen Maxillartaster und ungegliederten Labialtaster, Strukturverhältnisse, denen die älteren Forscher NEES von ESENBECK, HALIDAY u. a. eine grundlegende Bedeutung für das System beige-messen haben, stehen sie unter den Braconiden so gut wie ganz isoliert, da, soweit mir bekannt, es nur eine *Aphidius*-Art gibt, *A. dissolutus* HAL., deren Taster als sehr kurz, die Maxillartaster auch in diesem Falle 2-gliederig und die Labialtaster eingliederig, beschrieben werden.

Als bemerkenswerth verdient hervorgehoben zu werden, dass gerade die beiden in einer Mehrzahl von Charakteren von allen anderen Braconiden, sowie untereinander abweichenden Gruppen *Aphidiinæ* und *Paxylommatinæ* auch in Bezug auf die Ausbildung der Taster eine Sonderstellung einnehmen, indem diese bei beiden kurz und weniggliederig sind (die Maxillartaster meistens 4-gliederig und die Labialtaster 1—3-gliederig), während die Maxillartaster in allen übrigen Braconidengruppen lang und 5—6-gliederig und die Labialtaster 3—4-gliederig sind.

Aus obiger vergleichender Gesamtübersicht dürfte hervorgehen, dass die Gattungen *Neoneurus* und *Elasmosoma* sich nicht natürlich in einer von den bisher unterschiedenen Untergruppen oder Familien unterbringen lassen, sondern zusammen eine von den übrigen wohl abgegrenzte Gruppe bilden. Es dürfte folglich als wohl begründet erscheinen, wenn man dieselben als Repräsentanten einer neuen selbständigen Gruppe, den *Microgasterinæ*, *Braconinæ*, *Opiinæ* etc. nebengeordnet, aufstellt. Ihre Merkmale können kurz so zusammengefasst werden:

#### Subfamilia **Neoneurinæ** MIHI.

*Caput magnum, antrorsum visum breve, thorace saltem non minus latum, transversum; vertice brevi; hoc, temporibus genisque immarginatis, occipite haud excavato; clypeo antice truncato; labro conspicuo, apice rotundato; oculis glabris.*

*Antennæ corpore plus minusve breviores, 13—16-articulatæ, haud crassæ, articulis distinctis.*

*Mandibulæ angustæ, se apicibus superantes, bidentatæ.*

*Palpi brevissimi, reconditi, maxillares 2-articulati, labiales 1-articulati.*

*Thorax coactus, conicus, mesonoto lato, gibberoso, antice abrupte declivi; notaulis nullis vel tantum indicatis; prothorace superne inconspicuo; metanoto plus minusve areolato.*

*Alæ anticæ stigmatæ magno, late ovato, appendice apicali instructo, radium paullo ante medium emittente; radio bis terve geniculato, abscissis 1:a et 2:a, imprimis*

*illa, brevissimis; cellula radiali brevissima, angusta, ab apice longe remota; cellulis cubitalibus tribus, 2.a sat parva, paullo longiore quam latiore, trapezoidea; cellula brachiuli inferne extrorsum producta, acuminata, aperta, quam c. discoidali fere duplo longiore; venis sæpe inconspicuis vel pro parte deletis.*

*Alæ posticæ cellula radiali haud divisa, cellula discoidali nulla; nervello nullo vel haud infracto.*

*Pedes subæquales, postici non nisi paullo longiores et crassiores, tibiis calcaribus longis; unguiculis minimis; tarsis anticis feminae pulvillo plerumque valde elongato.*

*Abdomen angustum, sublineare, sessile, super deplanatum, segmentis 8 distinctis compositum; valvula ventrali feminae haud elongata.*

*Terebra brevissima, vix exserta.*

*Corpus parvum, 2—4 mm.*

## II.

### Revision der europäischen Arten der Gattung *Phylacter* THOMSON.

---

#### 1. Einleitung. Synonymische Bemerkungen.

Diese Gattung geht in der Literatur nunmehr allgemein unter dem Namen *Zelee* infolge der Deutung, die HALIDAY<sup>1</sup> dem von CURTIS in British Entomology, Vol. III, 1832, S. 415 beschriebenen *Zelee testaceator* gegeben hat. Nachdem WESMAEL<sup>2</sup> für die entsprechende Sectio I (partim) des Genus *Rogas* NEES<sup>3</sup> die Gattung *Phylax* aufgestellt hatte, schloss sich HALIDAY in seiner Bearbeitung der Braconiden in »Synopsis of the Genera of British insects« in WESTWOOD's Introduction, Vol. II, 1840, S. 62 aus unbekannten Gründen an WESMAEL's Auffassung an und nahm diesen Gattungsnamen auf anstatt des früher von ihm a. a. O. gebrauchten *Zelee*. Als Typus der Gattung betrachtete er jedoch, wie man findet, immer noch *Zelee testaceator* CURTIS. Nachdem indessen REINHARD<sup>4</sup> nachgewiesen hatte, dass der Name *Phylax* schon im Jahre 1832 von BRULLÉ an eine Coleopterengattung vergeben worden war, schlug dieser für dieselbe den Namen *Phylacter* vor. Dieser Name ist später von THOMSON<sup>5</sup> aufgenommen und in die Wissenschaft eingeführt worden.

Dieser Name der Gattung ist auch meines Erachtens nach den üblichen Nomenklaturregeln der einzig richtige. Obgleich HALIDAY's grosse Auktorität hinter dem Namen *Zelee* und dessen Anwendung auf die betreffende Gattung steht, trage ich kein Bedenken, HALIDAY's Deutung von CURTIS' mehrerwähnter *Zelee*-Art als ganz unhaltbar zu bezeichnen, und zwar aus folgenden Gründen.

Als Typus seiner Gattung *Zelee* betrachtete CURTIS, wie er ausdrücklich betont, *Z. testaceator*. Auf diese Art müssen sich deshalb die auf Tafel 415 gelieferten Strukturabbildungen 1—6, auf die in der Charakteristik der Gattung hin-

---

<sup>1</sup> The Entom. Magaz. Vol. III. 1835. p. 141.

<sup>2</sup> Monogr. des Braconides de Belgique. 1835. p. 159.

<sup>3</sup> C. G. NEES VON ESENBECK, Hymen. Ichneum. Monogr. Vol. I. 1834. p. 200.

<sup>4</sup> H. REINHARD, Beiträge zur Kenntniss einiger Braconiden-Gattungen. Berlin. Entom. Zeitschr. Jahrg. 7. 1863. p. 248. Fussnote 2.

<sup>5</sup> C. G. THOMSON, Opusc. entom. Fasc. XX. 1895. p. 2207; vgl. p. 2146.

gewiesen wird, natürlich in erster Linie beziehen. Dass HALIDAY derselben Ansicht gewesen ist, geht aus seiner oben erwähnten »Generic Synopsis« in WESTWOOD's Introd. hervor, wo er als Typus der Gattung *Phylax Zele testaceator* CURTIS anführt, und auf die eben genannten Figuren CURTIS' hinweist.

Unterzieht man nun das ♀ dieser Art — es ist offenbar dieses Geschlecht der betreffenden Art, das CURTIS vorgelegen hat — mit der *Rogas* (*Phylax* WESM.) *annulicornis* NEES auch von HALIDAY als synonym aufgefasst wird, einer wirklich genauen Prüfung, indem man zuerst den Bau der Mundtheile mit der Darstellung vergleicht, die CURTIS im Text und in den Abbildungen (Fig. 2—4) von deren Struktur gegeben hat, so wird man mehrere beträchtliche Abweichungen finden, besonders mit Bezug auf den Bau der Taster. Während bei CURTIS' Art das 1. Glied der Maxillartaster kaum  $\frac{1}{2}$  so lang ist als das 2. und dieses nur unbedeutend kürzer als das 3., sind



Fig. 16.

Rechter Maxillartaster von *Phylacter annulicornis* (NEES) ♀, schief von der Seite gesehen. III, VI Drittes und sechstes Glied. Behaarung nicht eingezeichnet.

Zeiss Obj. A Oc. 1. Vergr.  $\times 32$ .

bei *annulicornis* NEES (Fig. 16) dieselben 1. und 2. Glieder kurz und untereinander gleich lang, und das 2. bedeutend kürzer als das 3., nur  $\frac{1}{3}$  von der Länge desselben. Das 3. Glied ist zwar bei beiden auf der Innenseite dilatiert, aber in einer charakteristischen, sehr verschiedenen Weise, bei *annulicornis* NEES relativ schwach und winkelig erweitert in seiner basalen Hälfte, bei CURTIS' Art dagegen in seiner distalen Hälfte stark gerundet dilatiert und daher daselbst auffällig breit. Die Längenverhältnisse zwischen den 4.—6. Gliedern der Maxillartaster sind auch bei beiden ungleich: bei CURTIS' Art ist das 6. Glied von allen das längste, um  $\frac{1}{3}$  länger als 5., während

bei *annulicornis* das 4. Glied am längsten ist, und das 5. deutlich länger als 6. — Nicht weniger ungleich sind die Labialtaster. Während bei CURTIS' Art deren 3. Glied ganz klein und gerundet ist und nur einen geringen Bruchtheil von der Länge des 2. beträgt, ist dasselbe Glied bei *annulicornis* (Fig. 17) unbedeutend, höchst  $\frac{1}{4}$  kürzer als das 2. und am Ende keulenförmig verdickt, gleich wie das doppelt dickere 2. Glied. Das letzte oder 4. Glied ist bei der letztgenannten Art beinahe gleichdick und fadenförmig, bei CURTIS' Art dagegen auf der Innenseite distal erweitert, diese deshalb stark konvex.

Einen wichtigen Unterschied zeigt ferner der Hinterleib. CURTIS' Fig. 6, die denselben im Profil wiedergibt, lässt uns die obere Kontur des 1. Segments in einen gleichmässigen Bogen gekrümmt sehen, während bei *annulicornis* (Fig. 19) dieselbe Kontur fast gerade ist, nur mit ziemlich stark erhobener Spiracularregion, und das 2. Segment ist unbedeutend länger als das 3., während dasselbe dagegen bei *annulicornis* NEES bedeutend länger als das 3. Segment ist. Auch der scharfe und feine, dunkel abgesetzte Seitenrand des 2. Segments, der sich ganz kurz auf das 3. er-

streckt, welcher Charakter sich bei CURTIS' Art vorfindet, aber bei *annulicornis* ganz fehlt, ist nicht CURTIS' Auge entgangen, sondern ist ganz richtig eingezeichnet.

In allen nun verglichenen Strukturen findet sich dagegen eine vollständige Übereinstimmung zwischen CURTIS' *Z. testaceator* und dem *Perilitus (Meteorus) albi-*



Fig. 17.

Labialtaster der linken Seite von *Phylacter annulicornis* (NEES) ♀, von unten gesehen. lb Labium. Behaarung nicht eingezeichnet. Zeiss Obj. A Oc. 1. Vergr.  $\times 75$ .

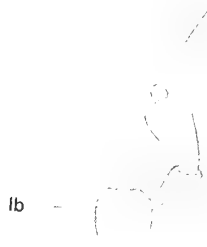


Fig. 18.

Labialtaster der linken Seite von *Phylacter fuscitarsis* BGTN, von unten gesehen. lb Labium. Behaarung nicht eingezeichnet. Zeiss Obj. A Oc. 1. Vergr.  $\times 75$ .

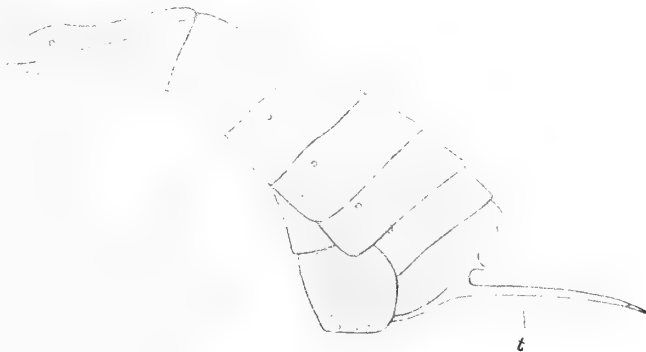


Fig. 19

Hinterleib von *Phylacter annulicornis* (NEES) ♀, von der Seite gesehen. t Terebra. Behaarung nicht eingezeichnet. Zeiss Obj. a\* Oc. 1. Vergr.  $\times 15$ .

*tarsis* ♀ VON NEES, HALIDAY, THOMSON, SCHMIEDEKNECHT und überhaupt allen späteren Forschern und in zutreffenden Theilen volle Übereinstimmung auch mit CURTIS' *Zelee albiditarsus*, und ersterer ist nichts als ♀ von letzterem oder *Z. albiditarsus*.

Wenn jemand doch die Unhaltbarkeit von HALIDAY's Auffassung anbezweifeln sollte, dürfte es genügen, auf CURTIS' eigene Worte nach der Gattungscharakteristik hinzuweisen: »the typical species are characterized by a perfect trapezoid cell on

the costal margin of the inferior wings, and also by the minuteness of the 3rd joint of the labial palpi». Die »typical species» werden dann, in der Übersicht der Arten, offenbar in die erste, mit einem \* bezeichnete Gruppe aufgenommen, die gerade die beiden Arten *testaceator* und *albiditarsus* umfasst. Von den beiden zuletzt angeführten Charakteren passt auch der erstere nicht auf *annulicornis* NEES, bei dem die Costalzelle durch keine Querader getheilt wird und folglich auch keine »perfect trapezoid cell» gebildet werden kann.

In der kurzen Artdiagnose von CURTIS' *testaceator* findet sich auch nichts, was sich nicht ebensogut mit meiner Deutung der Art vereinbaren lässt. Schon REINHARD<sup>1</sup> sprach sich daher über dieselbe Art folgendermassen aus: »Es könnte wenigstens eben so gut *Meteorus albitarsis* NEES ♀ sein».

CURTIS' *Z. testaceator* auf irgend eine andere Art der Gattung *Phylacter* zu beziehen, ist natürlich ganz ausgeschlossen.

Aus der obigen Auseinandersetzung dürfte zur Genüge hervorgehen, dass keinerlei Gründe vorliegen, die betreffende Gattung weiter unter dem Namen *Zelee* CURTIS gehen zu lassen. Wenn REINHARD a. eben a. O. über die betreffende Gattungscharakteristik CURTIS' das Urtheil fällt, dass sie »so vag ist, dass man dem Namen kein Prioritätsrecht einräumen kann», so lässt sich eine solche Auffassung nur dadurch erklären, dass er es unterlassen hat, eine genaue Prüfung zu unternehmen. Die Gattung ist im Gegentheil meines Erachtens sowohl im Text als graphisch so gut charakterisiert, dass die Möglichkeit, deren Beschreibung auf etwas anderes als *Section II* von NEES' Gattung *Perilitus*, aus der HALIDAY sein Genus *Meteorus* gebildet hat, zu beziehen, mir ganz ausgeschlossen erscheint. Auch sind von den neun von CURTIS unter der Gattung aufgenommenen Arten, *testaceator* ausgenommen, vier (*albiditarsus*, *Ephippium*, *thoracicus* und *atrator*) allgemein zur Gattung *Meteorus* HAL. geführt worden; die übrigen vier haben sich nicht deuten lassen. Da *Zelee* (CURTIS 1832) vor *Meteorus* (HALIDAY 1835) und *Perilitus* (WESMAEL 1835) Priorität hat, muss dasselbe folglich anstatt der beiden letztgenannten treten, die damit synonym werden.

\*

\*

\*

Eine während der Bearbeitung der obengenannten Sammlung norwegischer Braconiden angetroffene interessante Form der betreffenden Gattung veranlasste mich, die nordischen Arten der Gattung einer näheren Prüfung zu unterziehen. Ausser der THOMSON'schen Typensammlung im hiesigen Entom. Museum, ist durch freundliches Entgegenkommen der betreffenden Intendanten das europäische Material der Gattung im schwed. Reichsmuseum und im Kopenhagener Zool. Museum zu meiner Verfügung gestellt worden. Von solchen, nicht unbedeutenden, mir zugänglichen Sammlungen bot besonders die des Reichsmuseums, wie aus dem Folgenden ersichtlich, viel Werthvolles und Interessantes.

<sup>1</sup> In: J. F. RUTHÉ, Deutsche Braconiden. Drittes Stück. — Berlin. Entom. Zeitschr. Jahrg. 6. 1862. p. 2. Die Fussnote.



Die Arten der Gattung *Phylacter* gehören zu den grösseren unter den europäischen Braconiden, und sind, bis auf eine Art, sämtlich selten oder sehr selten. THOMSON a. a. O. beschreibt aus unsrem Lande drei Arten *annulicornis* (NEES), *chlorophthalmus* (NEES) und *discolor* WESM., und dieselben drei Arten werden von MARSHALL<sup>1</sup> aus England angeführt. In seiner Bearbeitung der Braconiden in ANDRÉ'S Species des Hymén. d'Europe, Vol. V. 1891, S. 241 ff. verzeichnet MARSHALL vier aus Europa bekannte Arten, nämlich ausser den genannten *Ph. calcarator* WESM., d. h. dieselben Arten — oder wenigstens mit ihnen gleichnamige — die WESMAEL a. a. O. aus Belgien beschrieben hat.

Von allen Species zieht *chlorophthalmus* bei einem Versuch von einer kritischen Auseinandersetzung die grösste Aufmerksamkeit auf sich. Diese Art findet sich bei sämtlichen genannten Autoren, ebenso wie bei HALIDAY a. a. O., und wird von allen mit NEES' gleichnamiger Art identifiziert. Aus diesem Verhältnis die Folgerung ziehen zu wollen, dass der *chlorophthalmus* der drei Hauptautoren: HALIDAY, WESMAEL und THOMSON eine und dieselbe Art sei, wie sowohl MARSHALL als nach seinem Beispiel DE DALLA TORRE<sup>2</sup> und, wie es scheint, auch SZÉPLIGETI es gethan haben, lässt sich nicht rechtfertigen. Im Gegentheil ergibt eine nähere Prüfung und Vergleichung ihrer Beschreibungen, dass in Wirklichkeit jeder von ihnen seinen eigenen Standpunkt mit Bezug auf die Beurtheilung der NEES'schen Art vertritt. Schon THOMSON<sup>3</sup> hob ganz richtig hervor, dass WESMAEL'S Art nicht mit derjenigen HALIDAY'S und MARSHALL'S von demselben Namen zusammenfallen kann wegen des verschiedenen Baues von der Radialzelle der Hinterflügel, welche Struktur allein FOERSTER für hinreichend hielt, um darauf sogar ein eigenes Genus zu basieren. THOMSON meinte in seiner Deutung von der NEES'schen Art, dass das Männchen dasselbe als WESMAEL'S *calcarator* ♂ und das ♀ dasselbe als desselben Forschers *chlorophthalmus* ♀ seien, beachtete aber hierbei nicht, dass WESMAEL doch beide Geschlechter seines *chlorophthalmus* und MARSHALL gleichfalls beide Geschlechter von *calcarator* WESM. beschrieben hatten.

Welche Art NEES von ESENBECK Hymen. Ichneum. affin. Monogr., Vol. I. 1834, S. 202, Nr. 3 (exclus. syn.) mit seinem *Rogas chlorophthalmus* gemeint hat, lässt sich aus seiner Beschreibung, die wesentlich auf die Färbung gegründet ist, nicht entscheiden. Dieselbe kann sich fast ebenso gut auf die eine als auf die andere der gleichnamigen Arten der Forscher beziehen. Und leider kann die Frage nun nicht mehr ihre Lösung finden, da NEES' Sammlung, die nach MARSHALL'S Angabe<sup>4</sup> im Bonner Museum »in small glazed boxes« verwahrt zu finden sei, laut gefälliger Mittheilung vom Direktor des dortigen Zool. Museums, Herrn Prof. R. HESSE, an den ich mich gewandt hatte mit Ersuchen, dass der betreffende Typus näher untersucht werden möchte, nicht mehr vorhanden ist.

<sup>1</sup> T. A. MARSHALL, Monogr. of British Braconidae. Trans. Entom. Soc. London. 1889. p. 199.

<sup>2</sup> Catal. Hymen. Vol. IV. 1898 p. 77.

<sup>3</sup> A. a. O., pag. 2209.

<sup>4</sup> Monogr. of British Bracon. 1885. p. 7.

WESMAEL'S *Phyl. chlorophthalmus* scheint seit seiner Zeit eine allen späteren Autoren unbekannte und missverständene Art geblieben zu sein, und dasselbe muss auch von THOMSON'S gleichnamiger Art behauptet werden.

Eine Prüfung des mir zugänglichen Materials hat mich zu positiv entscheidenden Resultaten hinsichts der umstrittenen Arten kommen lassen und es ist mir, wie ich glaube, gelungen, definitiv festzuschlagen, dass WESMAEL'S, THOMSON'S und HALIDAY'S Art *chlorophthalmus* drei unter sich und von den übrigen wohl getrennte und abgegrenzte Arten repräsentiert. *Ph. calcarator* WESM. ist die einzige Art, die nicht unter dem Material vertreten gewesen ist, und die ich deshalb nicht gesehen habe, aber sie ist, besonders von MARSHALL, so gut und scharf charakterisiert worden, dass keinerlei Zweifel über deren Artberechtigung entstehen können. Fügen wir hierzu eine von mir aufgestellte neue Art, wird die europäische Fauna gegenwärtig sieben statt der früheren vier Arten rechnen können, von denen drei für unser Land neu sind.

WESMAEL'S *chlorophthalmus* ist die Art, die auch an Grösse *annulicornis* NEES am nächsten kommt, damit übereinstimmend durch die einfache Radialzelle der Hinterflügel, sowie durch die Sporen der Hintertibien, die bei beiden Geschlechtern von gewöhnlicher Form sind, unterscheidet sich aber davon durch die ganz rothgelben Tarsen, die kurze 2. Cubitalzelle der Vorderflügel, das gefelderte Metanotum und die kurze Terebra des Weibchens. Von THOMSON'S *chlorophthalmus* unterscheidet er sich u. a. durch die bei beiden Geschlechtern ordinären Sporen an den Hinterschienen, das areolierte Metanotum, die kurze 2. Cubitalzelle der Vorderflügel und die bedeutendere Grösse.

THOMSON'S *chlorophthalmus* dürfte mit *calcarator* WESM. am meisten verwandt sein, mit dem er übereinstimmt hinsichtlich der geringen Grösse, der einfachen Radialzelle der Hinterflügel und der beim ♂ am Ende schräg abgestutzten Sporen der Hinterschienen, unterscheidet sich aber durch die »einfachen« (ordinären) Sporen an den Hintertibien des Weibchens, die lange 2. Cubitalzelle der Vorderflügel, deren Abscissa 2. Radii zweimal länger als Absc. 1. ist, sowie durch die gegen die Spitze hin schwarzbraunen Hintertarsen. Von WESMAEL'S *chlorophthalmus* und allen übrigen Arten unterscheidet er sich bei beiden Geschlechtern durch einfache, ungezähnte Klauen. THOMSON'S Synonymik der Art ist durchaus fehlerhaft.

*Phyl. calcarator* WESM. zeichnet sich aus durch die kurze, fast quadratische 2. Cubitalzelle und das kurze Stigma der Vorderflügel, durch den kurzen Petiolus, sowie von allen anderen Arten dadurch, dass die Sporen der Hintertibien bei beiden Geschlechtern am Ende schräg abgestutzt sind. — HALIDAY'S *chlorophthalmus* unterscheidet sich von allen obengenannten Arten durch die von einer Querader getheilte und deshalb doppelte Radialzelle der Hinterflügel.

Da aus obiger Auseinandersetzung unzweideutig hervorgehen dürfte, dass der *chlorophthalmus* der Autoren drei scharf sich unterscheidende Arten umfasst, denen folglich spezifische Namen beigelegt werden müssen, dürfte HALIDAY'S Art, als muth-

masslich die älteste, den Namen *chlorophthalmus* beibehalten, während ich mir erlaube, für WESMAEL'S Art *chlorophthalmus* den Namen *Wesmaeli* vorzuschlagen, und THOMSON'S gleichnamige Art *fuscitarsis* benennen möchte.

## 2. Deskriptiver Theil.

Die Stellung der Gattung *Phylacter* innerhalb des Braconidensystems ist wohl nie umstritten gewesen. Sie findet hier ihren natürlichen Platz innerhalb der Gruppe *Helcontina* in der von WESMAEL unterschiedenen grossen Abtheilung *Poly-morphi*. Hierher finden wir sie schon von HALIDAY a. a. O. als ein Subgenus, dem *Macrocentrus* beigeordnet, unter dem Genus *Helcon* desselben Forschers gestellt. An die Gattung *Macrocentrus* schliesst sie sich auch am natürlichsten durch den transversalen Kopf, den schmalen, verlängerten und sessilen Hinterleib, an dessen 1. Segment die Spirakeln nahe an der Basis gelegen sind, die tiefen Notauli auf Mesonotum, die drei Cubitalzellen und die lange lanzettliche Radialzelle der Vorderflügel, sowie die langen Sporen an den Hinterschienen. Sie unterscheidet sich von *Macrocentrus* durch gerandetes Occiput, nicht höckerförmige Mittellappe auf Mesonotum, nach hinten (von der oberen Seite gesehen) mehr verbreiterten Hinterleib, dessen 1. Segment mehr verlängert und das 2. an den Seiten ungerandet ist, durch auffällig lange Sporen an den Hintertibien und kurze Terebra, die viel kürzer ist als das Abdomen.

Habituell sowohl wie durch ihre rothgelbe Farbe erinnern die meisten *Phylacter*-Arten auffallend theils an die Gattung *Paniscus* unter den Ophioniden, theils in einer noch mehr täuschenden Weise auch an die grösseren, gleichgefärbten Arten der Gattung *Zelee* CURTIS (*Meteorus* HAL.). Mit der letztgenannten Gattung, die unzweifelhaft *Phylacter* sehr nahe kommt, stimmt sie fast vollständig überein hinsichts des Adersystems der Flügel, durch die Form und Randung des Kopfes, lange, 6-gliedrige Maxillartaster und 4-gliedrige Labialtaster, grosse Ocellen, wohl ausgebildete Notauli auf Mesonotum und oft lange Sporen an den Hintertibien. *Meteorus* aber unterscheidet sich u. a. durch deutlich gestieltes Abdomen, dessen 1. Segment, von der Seite gesehen, immer eine gleichmässig gebogene obere Kontur zeigt<sup>1</sup> und in der Mitte selbst die Spirakeln trägt, sowie durch das 2. Segment, das unbedeutend länger als das dritte und an den Seiten gerandet ist.

Die Gattung ist von FOERSTER<sup>2</sup> in zwei getheilt worden, indem er die beiden Arten, bei denen die Radialzelle der Hinterflügel doppelt ist, unter dem Genus

<sup>1</sup> Die Abbildung MARSHALL'S in ANDRÉ, Species d. Hymén. Vol. IV. Pl. IV. Fig. 5 b vom Abdomen des "*Zelee testaceator* CURTIS, ♀" ist augenscheinlich eine Kopie nach CURTIS, British Entom. Pl. 415. Fig. 6 und kann sich nicht auf diese Art (= *Phylacter annulicornis* NEES) beziehen oder überhaupt auf irgend eine von MARSHALL'S Gattung *Zelee*, sondern ist das Abdomen eines *Meteorus* HAL. und wohl von *M. albiditarsus* (CURT.). Vgl. oben S. 30 und meine Figur 19.

<sup>2</sup> A. FOERSTER, Synopsis d. Familien und Gattungen der Braconen. 1862. p. 256.

*Homolobus* abschied, und ASHMEAD<sup>1</sup> sowie SZÉPLIGETI<sup>2</sup> sind ihm hierin gefolgt. Da diese Arten sich jedoch in übrigen Hinsichten keineswegs von den anderen unterscheiden, finde ich gleich MARSHALL und THOMSON die Aufstellung der Gattung nicht hinlänglich begründet.

Da in den Beschreibungen der Autoren theils einige fehlerhafte Angaben vorkommen, die eine Berichtigung nöthig haben, theils mehrere Strukturverhältnisse unbeachtet gelassen worden sind, die zum schärferen Fixieren der Arten dienen können, lasse ich hier eine nähere Charakteristik der Gattung und deren europäischer Arten folgen.

### Genus **Phylacter** (REINHARD) THOMSON.

- Rogas*, Sectio I (partim) NEES VON ESENBECK, Hymen. Ichneum. affin. Monogr. 1834. p. 200.  
*Zele* HALIDAY, The Entom. Magaz. Vol. III. 1835. p. 140.  
*Phylax* WESMAEL, Monogr. d. Bracon. de Belg. 1835. p. 159.  
*Zele* FOERSTER, Synops. d. Fam. und Gatt. d. Brac. 1862 p. 256.  
*Homolobus* FOERSTER l. c.  
*Phylacter* REINHARD, Beitr. z. Kenntn. einig. Braconidengatt. Berlin Entom. Zeitschr. 1863. p. 248.  
*Zele* MARSHALL, Monogr. of Brit. Bracon. Trans. Entom. Soc. London 1889. p. 197.  
*Zele* MARSHALL, in ANDRÉ, Spec. d. Hymén. d'Europe. Vol. V. 1891. p. 241.  
*Phylacter* THOMSON, Opusc. entom. Fasc. XX. 1895. p. 2207.  
*Zele* ASHMEAD, Classific. of the Ichneum. flies. 1900. p. 119.  
*Homolobus* ASHMEAD, l. c.  
*Zele* SZÉPLIGETI, in WYTSMAN, Genera insect. Fasc. 22 b. 1904. p. 148.  
*Homolobus* SZÉPLIGETI l. c.

*Diagnos.* — *Caput transversum, postice totum marginatum.*

*Palpi maxillares valde elongati, 6-articulati.*

*Palpi labiales 4-articulati.*

*Mesonotum notaulis profundis, lobo medio haud tuberoso.*

*Alæ anticæ cellula radiali elongata, lanceolata, cellulis cubitalibus tribus, vena transversa cubitali 2:a tota pellucida.*

*Alæ posticæ cellula radiali medio constricta, interdum divisa.*

*Pedes postici calcaribus maximis.*

*Abdomen elongatum, lineari-clavatum, sessile, segmento 1:o spiraculis prope basin sitis, segmento 2:o lateribus immarginato.*

*Terebra abdomine valde brevior.*

*Corpus magnum, plerumque unicolor, rufo-testaceus.*

*Descript.* — Der Kopf quer, so breit wie der Thorax, hinten etwas ausgehöhlt, der Scheitel, die Schläfen und Wangen gerandet. Clypeus sehr gewölbt,

<sup>1</sup> A. a. O., pag. 119.

<sup>2</sup> A. a. O., pag. 148.

durch einen Eindruck von der abgeplatteten Stirn abgesetzt und mit wohl markierten Basalgrübchen; dessen Vorderrand quer abgestutzt. Labrum oft nach innen umgeschlagen, flach, mit abgerundetem Vorderrand. Die Ocellen gross, sich fast berührend und am Scheitel sehr erhoben.

Die Augen gross, eirund, vorstehend und nackt.

Die Fühler sehr lang, länger als der Körper, borstenförmig.

Die Mandibeln am Ende zweizählig, der obere Zahn etwas länger als der untere.

Die Maxillarpalpen (Fig. 16) sehr lang, länger als der Kopf, 6-gliedrig, 1. und 2. Glied kurz und gleich lang, das 3. etwa dreimal länger als das 2., dessen Grundhälfte innen ziemlich schwach winklig erweitert, an der entgegengesetzten Seite ausgeschweift, das 4.—6. fadenförmig, 4. Glied das längste und etwas gebogen.

Die Labialpalpen (Fig. 17 und 18) um ein Viertel so lang wie die Maxillarpalpen, 4-gliedrig, 1. und 2. Glied etwa gleich lang und verkehrt konisch, das 2. aber viel dicker, am Ende erweitert und schräg abgestutzt, das 3. Glied viel schmaler als das 2., im übrigen aber an Grösse und Form sehr wechselnd (siehe unter den Arten). 4. Glied das längste, fadenförmig, an der Basis verengt und in seiner Grundhälfte aussen(?) etwas erweitert, ausserdem im allgemeinen nicht an der Spitze, sondern an der äusseren Seite des 3. eingefügt. — Beiderlei Taster dicht und fein behaart, die Maxillartaster ausserdem längs ihrer inneren-vorderen Seite mit langen, zerstreuten Haaren besetzt. Die Labialtaster ebenso, aber die Grundglieder ringsum lang behaart.

Der Thorax nach vorn verschmälert, der Prothorax von oben deutlich und frei liegend. Mesonotum mit tiefen, hinten zusammenlaufenden Notauli; dessen drei auf diese Weise abgegrenzte Lappen alle flach gewölbt; vor der Basis des Scutellums mit einer tiefen, queren, auch nach vorn wohl markierten Grube. Mesopleura bald mit, bald ohne abgesetzte Sternauli (siehe unter den Arten); Mesolcus tief, im Grunde punktiert. Metanotum flach konvex und wenig abschüssig, in der Regel ungefeldert; die Spiracula klein, kreisrund.

Die Flügel sind gross, breit und lang, mit wohl entwickeltem Geäder. Die Vorderflügel mit schmalem, lanzettlichem Stigma, das die Radialader etwas hinter der Mitte aussendet; die Radialzelle länglich, lanzettlich, die Flügelspitze fast vollkommen erreichend; dritter Abschnitt der Radialader etwas nach vorn gekrümmt; Cubitalzellen drei vorhanden, von denen die 2. kleiner als die 1., mit spitzwinkliger hinterer-innerer Ecke; die Aussenwand derselben Zelle, d. h. die 2. Cubitalquerader ganz pellucid, deren Innenwand (1. Cubitalquerader) hinten und deren Hinterwand basalwärts mit mehr oder weniger verbreitetem Fensterfleck (fenestra); die Vena recurrens entspringt weit hinter der Mitte der 1. Cubitalzelle; die Discoidealzelle sitzend; die Brachialzelle geschlossen, die Vena parallela gleich an deren hinterer Ecke entspringend; Nervulus fast interstitial; nahe an der Flügel-

wurzel entspringt aus der Brachialader gegen den Hinterrand ein kleiner, grösstentheils pellucider, schräggestellter Zweig (»nervure axillaire» MARSHALL).

Die Radialzelle der Hinterflügel ein wenig vor der Mitte verengt — dadurch dass die Radialader sich hier stark nach vorn krümmt — oder sogar durch eine Querader in zwei getheilt; zweiter Abschnitt des Cubitus viel kürzer als der 1., kaum mehr als halb so lang wie dieser und niemals länger als der verlängerte Nervellus; Humeralader fehlt.

Die Beine lang und gracil, die hinteren nicht verdickt, alle Hüften eiförmig; die Schienensporen sehr lang, insbesondere die der hinteren Beine, deren längerer, innerer Sporn mindestens halb so lang ist wie der verlängerte Metatarsus. Die Klauen in der Regel mit einem wohl entwickelten, spitzen Zahn vor ihrem sehr gebogenen Ende<sup>1</sup>; Pulvillus nicht die Klauen überreichend.

Der Hinterleib (Fig. 19) länger als Thorax, schmal kolbenförmig, sitzend, von der schmalen Basis allmählich nach hinten verbreitert, beim Weibchen hinten sehr komprimiert, von der Seite gesehen sichelförmig mit quer und breit abgestutztem Endsegment; aus 8 sichtbaren Segmenten bestehend; das 1. beinahe gleichbreit und mehr oder weniger verlängert, dessen Spiracula nahe an der Basis gelegen, klein und rund; im Profil gesehen ist dessen obere Kontur fast gerade, nur unmittelbar hinter der Spiracularregion ein wenig niedergedrückt; das 2. Segment um ein Viertel länger als das 3. und deutlich länger als breit, an den Seiten ungerandet; die folgenden Segmente quer.

Die Terebra (Fig. 19) kurz, im allgemeinen viel kürzer als die hintere Truncatur des Hinterleibs, wenig gekrümmt.

Die Forcepsschenkel komprimiert, am Ende stumpf und schräg abgerundet, borstenhaarig.

*Oekologie.* — Die Arten, deren Lebensweise zur Zeit bekannt ist, leben alle als solitäre Schmarotzer bei Lepidopteren (Spanner und Eulen).

## Übersicht der Arten.

A) Radialzelle der Hinterflügel einfach und sitzend.

B) Sporen der Hinterschienen bei beiden Geschlechtern ordinär. Sternauli wohl markiert. Drittes Glied der Labialpalpen wenig kürzer als das 2. Körper gross, 7—10 mm.

C) Zweite Cubitalzelle der Vorderflügel bedeutend länger als breit. Metanotum nicht gefeldert. Hintertarsen weisslich. Terebra des ♀ länger als Petiolus. Körperlänge 8—10 mm.

### 1. *Ph. annulicornis* (NEES).

<sup>1</sup> Die Klauen werden von THOMSON als »pectinati», von SZÉPLIGETI als »einfach» beschrieben. Beide Angaben sind fehlerhaft. Nur *fuscitarsis* — welche Art aber SZÉPLIGETI nicht kennt — hat die Klauen einfach, d. h. ohne Zahn.

- CC) Zweite Cubitalzelle der Vorderflügel kurz, nicht oder wenig länger als breit. Metanotum areoliert. Tarsen nicht blasser, ganz rothgelb. Bohrer nicht vorstehend. Körperlänge 7—8 mm.

2. *Ph. Wesmali* MIHL.

- BB) Sporen der Hinterschienen wenigstens beim ♂ am Ende schräg abgestutzt. Metanotum nicht gefeldert (bei *calcarator*?). Sternauli nicht abgesetzt (*calcarator*?). Bohrer ganz kurz. Körperlänge 5—6 mm.

- C) Sporen der Hinterschienen bei beiden Geschlechtern am Ende abgestutzt. Zweite Cubitalzelle der Vorderflügel beinahe quadratisch. Zweiter Abschnitt des Radius eben so lang wie der 1. Tarsen ganz rothgelb.

3. *Ph. calcarator* WESM.

- CC) Sporen der Hinterschienen beim ♀ ordinär, beim ♂ am Ende abgestutzt. Klauen bei beiden Geschlechtern ohne Zahn vor der Spitze. Zweite Cubitalzelle der Vorderflügel fast zweimal so lang als breit; zweiter Abschnitt des Radius gewöhnlich zweimal so lang als der 1. Hintertarsen gegen die Spitze schwarzbraun.

4. *Ph. fuscitarsis* MIHL.

- AA) Radialzelle der Hinterflügel durch eine Querader in zwei getheilt und gestielt. Sporen der Hinterschienen bei beiden Geschlechtern ordinär. Drittes Glied der Labialpalpen sehr klein. Bohrer sehr kurz. Körper 6—7 mm. (Genus *Homolobus* FOERST.).

- B) Zweiter Abschnitt des Radius der Vorderflügel nur  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$  länger als der 1. Sternauli wohl markiert. Metanotum nicht gefeldert. Körper und Beine rothgelb.

5. *Ph. chlorophthalmus* HAL.

- BB) Zweite Abseissa des Radius der Vorderflügel 2—3 mal so lang als die 1. Sternauli fehlen. Körper dunkler.

- C) Körper schwärzlich. Mesopleura glatt und glänzend. Sämtliche Glieder der Fühler verlängert.

6. *Ph. discolor* WESM.

- CC) Körper sowie Fühler und Beine braunroth. Mesopleuren stark rugosiert und matt. Metanotum stark gefeldert. Glieder des letzten Drittels der Fühler kurz.

7. *Ph. Bohemani* MIHL.

1. *Phyl. annulicornis* (NEES).

- Rogas annulicornis* NEES, l. c. 1834. p. 201. Nr. 2. ♂.  
*Helcon (Zelee) testaceator* HALIDAY, l. c. 1835. p. 141. ♂ ♀, nec CURTIS,  
 Brit. Entom. 1832 p. 415 sp. 3. ♀.  
*Phylax annulicornis* WESMAEL, l. c. 1835. p. 160. ♂ ♀. Pl. (in Tom. X)  
 fig. N 2.  
*Zelee testaceator* MARSHALL, Monogr. of Brit. Brac. 1889. p. 199. Nr. 1. ♂ ♀,  
 nec CURTIS l. c.  
*Zelee testaceator* MARSHALL, in ANDRÉ, Species d. Hymén. d'Europe. Vol. V. 1891.  
 p. 244. ♂ ♀, nec CURTIS.  
*Phylacter annulicornis* THOMSON, l. c. 1895. p. 2208. Nr. 1. ♂ ♀.

*Diagn.* — *Rufescens, tarsis posticis albidis, alarum posticarum cellula radiali haud divisa, tibiis posticis calcaribus apice haud truncatis, metanoto haud areolato, terebra feminae petiolo longiore.*

*Descript.* — Kopf hinten tief ausgerandet. Drittes Glied der Labialpalpen nur wenig kürzer als das 2. und keulenförmig, aber nur halb so dick wie dies und das 4. Glied an seinem Ende tragend.

Sternauli deutlich, eine punktierte Furche bildend; der durch diese Furche abgegrenzte obere Theil (Epimerite) der Mesopleuren gewölbt, glänzend und fein, aber zerstreut punktiert, der untere Theil (Episternite) niedergedrückt, verflacht und rugosiert. Metanotum nicht gefeldert, etwas rauh punktiert. Zweite Cubitalzelle bedeutend länger als breit, 2. Abschnitt des Radius, der die Vorderwand derselben Zelle bildet, fast zweimal länger als die 2. Cubitalquerader. Radialzelle der Hinterflügel einfach und ungestielt; deren Abscissa 2. Cubiti deutlich länger als Vena basalis und an der Basis etwas nach vorn gekrümmt. Die Sporen der Hinterschienen ordinär, d. h. am Ende gespitzt. Klauen mit Zahn vor der Spitze.

1. Abdominalsegment verlängert, fast viermal länger als seine apicale Breite, grösstentheils rauh punktiert; Rückenseite des Hinterleibs im übrigen glatt und glänzend. Bohrer verlängert, beinahe von der halben Länge des Hinterleibs.

Färbung: Körper und Beine rothgelb; Hintertarsen, beim Männchen bisweilen auch die vorderen Tarsen, die äusserste Basis und Spitze ausgenommen, weisslich; Interocellarfeld (stematicum), Spitze der Mandibeln und ein dreieckiger Fleck auf Mesonotum, unmittelbar oberhalb der Flügelwurzel, schwarz; Taster und Tegulae blassgelb. Flügel hyalin, ein wenig getrübt, die Adern zum Theil braun, zum Theil wie Stigma und Flügelbasis gelblich bis rothgelb. Hinterleib oben vom 2. Segment an, selten der ganze Hinterleib, beim ♂ schwärzlich, beim ♀ gewöhnlich einfarbig rothgelb, selten oben vom 2. Segment an mehr oder weniger dunkel gezeichnet. Fühler rothgelb, gegen die Spitze, und zwar beim ♂ mehr ausgedehnt als beim ♀, schwarzbraun, die des Männchens auch dicker und mit deutlicher abgesetzten, dunklen Gelenken als beim Weibchen. Terebra dunkelbraun. — Körperlänge 8—10 mm.



*Verbreitung.* — Diese ist die verbreitetste und am wenigsten seltene Art, aus Schweden, Dänemark und dem grössten Theil des übrigen Europas bekannt.

## 2. Phyl. Wesmaeli MINT.

*Phylax chlorophthalmus* WESMAEL, l. c. 1835. p. 162. ♂ ♀. -

*Diagn.* — *Rufo-testaceus, pedibus totis rufescentibus, metanoto areolato, alarum posticarum cellula radiali haud divisa, tibiis posticis calcaribus apice haud truncatis, alarum anticarum cellula cubitali 2:a brevi.*

*Descript.* — Kopf hinten schwächer ausgerandet. Drittes Glied der Labialpalpen nur wenig kürzer als das 2., das 4. Glied lateral, an der äusseren Seite des 3. eingefügt. Mesopleuren wie bei *annulicornis* gebildet. Metanotum von deutlichen, feinen, dunkleren Längs- und Querleisten unregelmässig gefeldert. Zweite Cubitalzelle der Vorderflügel kurz, nicht oder nur wenig länger als breit. 1. Abdominalsegment kürzer, um  $2\frac{1}{2}$  mal so lang wie seine apicale Breite. Der Bohrer ganz kurz, nicht vorstehend.

Körper und Beine einfarbig, rothgelb. sämtliche Tarsen gleich gefärbt. Stemmaticum, Spitze der Mandibeln und ein Fleck unmittelbar oberhalb der Flügelwurzel schwarz. Fühler des Männchens zuweilen fast ganz schwarzbraun.

Im übrigen mit *annulicornis* übereinstimmend.

Körperlänge 7—8 mm.

*Verbreitung.* — Zu meiner Verfügung standen acht Männchen und zwei Weibchen aus der Sammlung des schwedischen Reichsmuseums, im südlichen und mittleren Schweden (Östergötland, Södermanland, Upland und Gottland) im Juni—August eingesammelt, ausserdem 1 ♂ aus Norwegen: Siredalen (Listers Amt), von Dr E. STRAND gefunden. Im übrigen nur in den 2 Individuen bekannt, die WESMAEL vorgelegen haben und von ihm in Belgien (Liège und Bruxelles) getroffen worden sind.

## 3. Phyl. calcarator (WESMAEL).

*Phylax calcarator* WESMAEL, l. c. 1835. Part. 1. pag. 161. ♂. Part. 2. pag. 150. ♂ ♀. Pl. fig. N 1.

*Zele calcarator* MARSHALL, in ANDRÉ, Spec. d. Hymén. Tom. V. 1891. p. 244. Tom. V bis. 1897. p. 231. ♂ ♀.

*Diagn.* — *Rufo-testaceus, tibiis posticis calcaribus in utroque sexu apice dilatato, oblique truncato, alis anticis cellula cubitali 2:a subquadrata, pedibus totis rufescentibus.*

*Descript.* — Körper und Beine einfarbig, rothgelb. Diese »moins alongés, moins grêles et moins velus« als bei *annulicornis*. Die Sporen der Hinterschienen »ont leur extrémité brusquement tronquée, avec l'angle inférieur très-aigu et l'angle supérieur arrondi« (nach WESMAEL l. c.). »Antennes noirâtres vers l'extrémité.

Deuxième cellule cubitale petite, presque carrée, à peine plus longue que large; stigma beaucoup plus court que chez les autres espèces. Premier segment de l'abdomen plus large et plus court que chez les congénères; il n'est que deux fois et demie aussi long que large. La tarière aussi longue que le sixième de l'abdomen» (nach MARSHALL l. c.). Radialzelle der Hinterflügel einfach.

Körperlänge 5,5 mm.

*Verbreitung.* — Diese Art ist nur aus *Belgien* (WESMAEL), *Italien* (MAGRETTI nach MARSHALL) und *Ungarn* (SZÉPLIGETI) bekannt. Ich habe die Art nicht gesehen.

Die Art ist, scheint es mir, durch die bei beiden Geschlechtern am Ende abgestutzten Sporen der Hinterschienen, die kurze, beinahe quadratische 2. Cubitalzelle der Vorderflügel, die einfache Radialzelle der hinteren und die ganz rothgelben Tarsen, sowie die geringe Grösse von den übrigen Arten sicher zu trennen.

#### 4. *Phyl. fuscitarsis* MIHI.

*Phylacter chlorophthalmus* THOMSON, l. c. 1895. pag. 2208. ♂ ♀ (*demptis synonymis*).

*Diagn.* — *Rufescens, tibiis posticis maris, sed non feminæ calcaribus apice dilatato, oblique truncato, alis anticis cellula cubitali 2:a fere duplo longiore quam latiore, alis posticis cellula radiati haud divisa, unguiculis haud dentatis, tarsis posticis apicem versus fuscis.*

*Descript.* — Drittes Glied der Labialpalpen sehr klein und rundlich, weit kürzer als das 2., 4. Glied nicht apical, sondern an der Aussenseite des 3. eingefügt.

Sternauli nicht abgesetzt, nur durch eine gerunzelte Verflachung der Mesopleuren angedeutet. Metanotum nicht gefeldert. Zweite Cubitalzelle bedeutend, gewöhnlich fast zweimal länger als breit. Radialzelle der Hinterflügel einfach, deren Abscissa 2. Cubiti ist gewöhnlich um ein Drittel länger als Vena basalis und gerade, aber etwas kürzer als der verlängerte und gerade Nervellus; dieser trifft die Brachialader dicht am Hinterrand des Flügels. Klauen einfach, d. h. ohne Zahn.

1. Abdominalsegment verhältnismässig kurz und breit, etwa  $2\frac{1}{2}$  mal so lang wie seine apicale Breite. Beide Sporen der Hinterschienen beim Weibchen ordinär, d. h. am Ende gespitzt, beim Männchen aber gegen das Ende erweitert und hier schräg abgestutzt, mit spitzer hinterer und breit abgerundeter vorderer Ecke.

Der Bohrer kurz, so lang wie die halbe Endtruncatur des Hinterleibs.

Die Färbung wie bei *Wesmaeli* und *calcarator* ganz rothgelb, aber sämtliche Tarsen gegen die Spitze schwarzbraun.

Körperlänge 5—6 mm.

*Verbreitung.* — Bis jetzt nur aus *Schweden*, wo die Art in den Provinzen Skåne, Upland (bei Stockholm) und Vermland (bei Arvika, der Verfasser), sowie auf der Insel Gottland getroffen ist, und aus *Dänemark*: Dyrehaven und Charlottenlund (in coll. Musei Havn.) bekannt. Einige zwanzig Stück, Männchen und Weibchen in ungefähr der gleichen Anzahl, haben mir zur Untersuchung vorgelegen.

5. *Phyl. chlorophthalmus* HALIDAY, nec WESMAEL, nec THOMSON.

? *Rogas chlorophthalmus* NEES VON ESENBECK, l. c. 1834. p. 202. Nr. 3.

*Helcon (Zeles) chlorophthalmus* HALIDAY, l. c. 1835. p. 142. Nr. 27. ♀.

*Zeles chlorophthalmus* MARSHALL, Monogr. of Brit. Bracon. 1889. p. 199.  
Nr. 2. ♂ ♀.

*Zeles chlorophthalmus* MARSHALL, in ANDRÉ, Spec. d. Hymén. Tom. V. 1891.  
p. 245. ♂ ♀.

*Diagn.* — *Rufo-testaceus, pedibus concoloribus, tibiis posticis haud apice truncatis, alis posticis cellula radiali vena transversa divisa, sternalis distinctis.*

*Descript.* — Drittes Glied der Labialpalpen sehr klein, das 4. an der äusseren Seite des vorigen eingefügt, wie bei den zwei folgenden Arten.

Sternalis wohl markiert, der oberhalb derselben gelegene Theil der Mesopleuren gewölbt, glänzend und fein, aber zerstreut punktiert, der darunterliegende verflacht und glänzend, nur vorn etwas gerunzelt und matt. Metanotum nicht gefeldert. Zweiter Abschnitt des Radius der Vorderflügel nur  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$  länger als der 1. oder die 2. Cubitalquerader, die 2. Cubitalzelle also nur wenig länger als breit. Radialzelle der Hinterflügel, wie bei den zwei folgenden Arten, durch eine Querader in zwei getheilt und, dadurch dass die Vena basalis in die Subcosta ein wenig vor der Einlenkungsstelle des Radius mündet, zudem deutlich petioliert; Nervellus verlängert und etwas nach aussen gekrümmt, völlig so lang wie der 2. Abschnitt des Cubitus; dieser eben so lang oder sogar etwas kürzer als Vena basalis und an der Basis ein wenig gekrümmt. Sporen der Hinterschienen ordinär und die Klauen vor der Spitze mit einem Zahn ausgerüstet, wie bei den folgenden zwei Arten. 1. Abdominalsegment schmal, um  $3\frac{1}{2}$  mal so lang wie seine apicale Breite, fein und etwas rauh punktiert.

Terebra kurz, so lang wie die halbe Endtruncatur des Hinterleibs.

Körper und Beine rothgelb. Stemmaticum, der dreieckige Fleck oberhalb der Wurzel der Vorderflügel, die Spitze der Mandibeln, die Flügeladern, Stigma u. s. w. wie bei den vorigen Arten gefärbt, aber die ganze hintere Hälfte der 1. Cubitalquerader und beinahe der ganze, die hintere Wand der 2. Cubitalzelle bildende Abschnitt des Cubitus pellucid.

Körperlänge 6—7 mm.

*Verbreitung.* — Ich habe nur zwei schwedische Stücke (♀♀) gesehen, in der Provinz Dalarne von BOHEMAN (in coll. Musei Holmiæ) getroffen, und 1 ♂ aus *Norwegen*, bei Krødsherred (Buskeruds Amt) von Dr. E. STRAND gefunden. Die Art ist im übrigen mit Sicherheit nur aus *Schottland* (HALIDAY) und *England* (MARSHALL) bekannt und überall, wie es scheint, sehr selten.

6. *Phyl. discolor* WESMAEL.

*Phylax discolor* WESMAEL, l. c. 1835. p. 162. Nr. 4. ♀.

*Zeles discolor* MARSHALL, Monogr. of Brit. Bracon. 1889. p. 200. Nr. 3. ♀.

*Zelex discolor* MARSHALL, in ANDRÉ, Spec. d. Hymén. Tom. V. 1891. p. 246. ♀.  
*Phylacter discolor* THOMSON, l. c. 1895. p. 2209. Nr 3. ♀.

*Diagn.* — ♀. *Nigricans*, *antennis*, *stigmatе venisque alarum concoloribus*, *mesopleuris laevibus*, *nitidis*, *alis posticis cellula radiali vena transversa divisa*, *calcaribus apice haud truncatis*.

*Descript.* — ♀. Fühler dünn, sämtliche Glieder verlängert. Mesopleuren glatt und glänzend, fein aber zerstreut punktiert, ohne sowohl Sternauli wie Depression. Metanotum vorn fast glatt, hinten und an den Seiten mehr oder weniger runzelig areoliert. Zweiter Abschnitt des Radius der Vorderflügel um zweimal so lang wie der 1., Stigma verhältnismässig sehr breit. Radialzelle der Hinterflügel durch eine Querader getheilt und petioliert; 2. Abschnitt des Cubitus etwas länger als Vena basalis. 1. Abdominalsegment relativ kurz und breit, nur  $2\frac{1}{2}$  mal länger als seine apicale Breite und deutlich nach hinten verbreitert, oben runzelig punktiert. Terebra kurz,  $\frac{3}{4}$  mal so lang wie die Endtruncatur des Hinterleibs.

Körper pechschwarz bis schwarz, Brust, Pleuræ und die vordersten Ventral-segmente des Hinterleibs mehr oder weniger röthlich. Vordere Beine blass rothgelb, die Hinterbeine etwas dunkler, roth, der Endtheil der Schienen und zuweilen auch die Basis der Tarsen mehr oder weniger ausgeprägt dunkler, schwärzlich. Mund gelbroth, die Palpen weisslich. Fühler, Stigma und Flügeladern schwarzbraun. Tegulæ und Flügelwurzel blassgelb. Die Innenwand der 2. Cubitalzelle (1. Cubitalquerader) hinten mit sehr kleinem Fensterfleck (fenestra); der die Hinterwand derselben Zelle bildende Abschnitt des Cubitus im mittleren Drittel pellucid. Bohrer schwarzbraun.

Länge des Körpers 7 mm.

♂ bis jetzt unbekannt.

*Verbreitung.* — Bekannt aus Schweden, wo die Art in Skåne und Upland (Stockholmergegend) getroffen ist, und Dänemark: Bukke Wald, und im übrigen aus Belgien, Holland und England, aber ausschliesslich Weibchen. Sieben Exemplare haben zu meiner Disposition gestanden.

## 7. Phyl. Bohemani MIHL.

*Diagnos.* — ♀. *Rufo-ferrugineus*, *mesopleuris rugosissimis*, *opacis*, *metanoto fortiter et concinne areolato*, *alis posticis cellula radiali vena transversa, ex parte pellucida, divisa*, *calcaribus haud apice truncatis*.

*Descript.* — ♀. Der ganze Körper robust. Kopf relativ klein, schmaler als der Thorax, hinten schwach ausgerandet. Fühler dick, von Körperlänge, die Glieder von deren letztem Drittel kurz, nur wenig länger als breit<sup>1</sup>.

Mesopleuren, wie Metapleuren, grob gerunzelt und matt, nur ein oberes Feldchen unter der Wurzel der Vorderflügel glatt und glänzend, Sternauli fehlen, aber

<sup>1</sup> Bei den übrigen Arten sind sämtliche Fühlerglieder verlängert.

der obere Theil der Mesopleuren gewölbt, der untere verflacht. Metanotum durch feine, scharfe, dunklere Leisten in 9 deutliche Felder getheilt.

Flügel auffallend kleiner als bei den übrigen Arten, mit verhältnismässig schmalem Stigma. Zweiter Abschnitt des Radius der Vorderflügel fast dreimal länger als der 1. Abschnitt, die 1. Cubitalquerader auch bedeutend länger als die 2., die 2. Cubitalzelle deshalb nach aussen sehr verschmälert und kurz. Radialzelle der Hinterflügel petiolirt, im ersten Drittel gleichbreit, dann gar nicht verengt, sondern plötzlich erweitert und durch eine in ihrer vorderen Hälfte pellucide Querader in zwei getheilt; deren 2. Abscissa Cubiti gerade und kaum länger als Vena basalis, aber etwas länger als Nervellus.

Die Hinterschienen und -schenkel runzelig und matt, Sporen ordinär.

Erstes Abdominalsegment schmal, gleichbreit, um viermal so lang als breit und grob runzelig punktiert, das 2. etwas schwächer punktiert, aber ebenfalls matt, die folgenden glatt und glänzend.

Bohrer kurz, um  $\frac{3}{4}$  mal so lang wie die Endtruncatur des Hinterleibs.

Färbung. — Kopf, Thorax und 1. Abdominalsegment bräunlich roth, 2. und folgende Hinterleibssegmente rothgelb. Fühler gelbroth, die Spitze und Gelenke schwarzbraun. Mund gelbroth, die Palpen blassgelb und die Mandibelspitze schwarzbraun. Die vorderen Beine rothgelb, die hintersten braunroth, mit helleren, rothgelben Tarsen. Flügel etwas rauchig, Stigma blassgelb, Adern zum Theil braun, zum Theil rothgelb, Tegulae rothgelb. 1. Cubitalquerader hinten mit sehr kleinem Fenster, der die Hinterwand der 2. Cubitalzelle bildende Abschnitt des Cubitus mehr als in dem halben basalen Theil pellucid.

Körperlänge 7 mm.

♂ bis jetzt unbekannt.

Verbreitung. — Nur bekannt aus *Schweden* in einem ♀ Stück, in der Provinz Småland von Prof. BOHEMAN getroffen (in coll. Musei Holmiæ).

Die Art, die ich mir erlaubt habe, nach dem um die Erforschung der schwedischen Insektenfauna hoch verdienten ehemal. Intendanten am Naturhistorischen Reichsmuseum, Prof. C. H. BOHEMAN zu benennen, wird insbesondere durch den robusten Körper mit dessen ausgedehnten Runzeln, die starke Felderung des Metanotums, die kürzeren Flügel mit der kurzen und nach aussen hin sehr verschmälerten 2. Cubitalzelle der vorderen, die zum grösseren Theil pellucide Radialquerader der Hinterflügel und die Färbung gekennzeichnet.

## Literaturverzeichnis.

- ANDRÉ E., Species des Hyménoptères d'Europe. Tome IV. Les Braconides par T. A. MARSHALL. Beaune 1888. — Tome V. Les Braconides (suite) par T. A. MARSHALL. Gray 1891. — Tome V bis. Les Braconides (supplément) par T. A. MARSHALL. Paris 1897.
- ARNOLD N., *Pachylomma Cremieri* Bréb. — Horæ Soc. Ent. Ross. Vol. XVI. — Citiert nach WASMANN.
- ASHMEAD W. H., Classification of the *Ichneumon* Flies, or the Superfamily *Ichneumonoidea*. — Proceed. of the Unit. Stat. Nation. Museum. Vol. XXIII. Washington 1900.
- COBELLI R., Il *Pachylomma Cremieri* DE ROMAND ed il *Lasius fuliginosus* LATR. — Verhandl. d. Zool.-botan. Gesellsch. in Wien. Bd. LVI. Wien 1906.
- CURTIS J., British Entomology. Vol. III. London 1832.
- DE DALLA TORRE C. G., Catalogus Hymenopterorum. Vol. IV. Lipsiæ 1898.
- FOREL A., Les Fourmis de la Suisse. 1874.
- , Un parasite de la *Myrmecia forficata* F. — Compt. Rend. Soc. Entom. Belg. 1890.
- FOERSTER A., Synopsis der Familien und Gattungen der Braconen. — Verh. d. naturh. Ver. d. preuss. Rheinl. Jahrg. XIX. 1862.
- GIRAUD J., Communications. — Annal. d. Soc. Entom. de France. Sér. 4. Tom. X. Bulletin. Paris 1870.
- , Note sur l'*Elasmosoma berlinense* et description d'une espèce nouvelle du même genre. Annal. d. Soc. Entom. de France. Sér. 5. Tom. I. Paris 1871.
- HALIDAY A. H., An essay on the classification of the parasitic Hymenoptera of Britain, which correspond with the *Ichneumon*es *minuti* of LINNÆUS. — The Entom. Magazine. Vol. I—V. Dublin 1833—1838.
- , siehe WESTWOOD.
- MARSHALL T. A., Monograph of British Braconidæ. — Trans. Entom. Soc. London 1885—1899.
- , siehe ANDRÉ.
- NEES VON ESENBECK C. G., Hymenopterorum Ichneumonibus affinium monographiæ, genera europæa et species illustrantes. Stuttgartiæ et Tubingæ 1834.
- OLIVIER E., Note sur l'*Elasmosoma berlinense* RUTHE. — Annal. d. Soc. Entom. de France. Vol. LXII. Bulletin p. LXXI. Paris 1893.
- PIERRE ABBÉ, Un parasite des Fourmis (*Elasmosoma berlinense* RUTHE). — Rev. Sc. Bourbonn. Vol. VI. 1893.
- REINHARD H., Beiträge zur Kenntniss einiger Braconiden-Gattungen. — Berlin. Entom. Zeitschr. Jahrg. 7. 1863.
- , siehe RUTHE Nr. 2.
- RUTHE J. F., Beiträge zur Kenntniss der Braconiden. — Berlin. Entom. Zeitschr. Jahrg. 2. 1858.
- , Deutsche Braconiden. Drittes Stück. — Ibid. Jahrg. 6. 1862.
- SCHMIEDEKNECHT O., Die Hymenopteren Mitteleuropas. Jena 1907.
- SNELLEN VAN VOLENHOFEN S. C., Schetsen ten gebruike bij de studie der Hymenoptera. II. 's Gravenhage 1869.
- SZÉPLIGETI G. V., siehe WYTSMAN.

- THOMSON C. G., Opuscula entomologica. Fasc. V. Lund 1873. — Fasc. VI. Lund 1874. — Fasc. XVI. Lundæ 1892. — Fasc. XVII. Lundæ 1892 und Fasc. XX. Lundæ 1895.
- WASMANN E., Kritisches Verzeichnis der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden Berlin 1894.
- WESMAEL C., Monographie des Braconides de Belgique. — Nouv. Mém. Acad. Bruxelles. Tom. IX—XI. Bruxelles 1835—1838.
- WESTWOOD, J. O., An introduction to the modern classification of Insects. Vol. II. London 1840.
- WYTSMAN P., Genera insectorum. Fasc. 22 a—b. *Hymenoptera*. Fam. *Braconidae* von G. V. SZÉPLIGETI. Bruxelles. 1904.

## Inhaltsübersicht.

	Pag.
I. Die Gattungen <i>Neoneurus</i> HAL. und <i>Elasmosoma</i> RUTHE, monographisch dargestellt.	
1. Historik und Vorbemerkungen .....	3
2. Deskriptiver Theil.	
A. Genus <i>Neoneurus</i> HAL. ....	7
B. Genus <i>Elasmosoma</i> RUTHE .....	18
3. Zur Biologie der Gattungen .....	22
4. Über die systematische Stellung der Gattungen .....	24
II. Revision der europäischen Arten der Gattung <i>Phylacter</i> THOMSON.	
1. Einleitung. Synonymische Bemerkungen ..	29
2. Deskriptiver Theil .....	35
Literaturverzeichnis .....	46





**Kungl. Fysiografiska Sällskapets i Lund sammanträden  
under arbetsåret 1917—1918.**

*1917, d. 10 oktober.*

Herr CHARLIER refererade en avhandling av docent W. Gyllenberg: »Sur la réduction des clichés astrophotographiques». (Tryckt i Sällskapets Handlingar N. F. [= FSH] Bd 29 Nr 20.)

Herr CHARLIER refererade sin avhandling »Stellar Clusters and related Celestial Phænomena». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 19.)

Herr NILSSON-EHLE redogjorde för sin avhandling: »Untersuchungen über Liniemutationen bei Weizen». (Antagen till införande i FSH.)

Herr NILSSON-EHLE refererade en avhandling av docent H. Lundegårdh: »Die Ursachen der Plagiotropie und die Reizbewegungen der Nebenwurzeln». (Tryckt i FSH Bd 30 Nr 1.)

Herr FÜRST höll föredrag: »Något om Carl XII:s kroppsmaßt».

*1917, d. 7 november.*

Herr GERTZ refererade sin avhandling: »Om Skånes zoocecidier». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 26.)

Herr BÄCKLUND refererade sin avhandling: »Ein Satz von Weingarten über auf einander abwickelbare Flächen». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 13.)

Herr BORELIUS refererade sin avhandling: »Malmöhus läns lasarett 1768—1918. De äldre lasarettbyggnadernas historia». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 1.)

Herr BRODÉN refererade sin avhandling: »Über die finite und die transfinite mathematische Induktion». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 14.)

*1917, d. 3 december. Sällskapets årshögtid.*

Sekreteraren herr FÜRST avgav berättelse om Sällskapets verksamhet under det förflutna året.

Ordföranden herr AF PETERSENS lämnade en historisk översikt av sällskapets olika uppgifter under olika utvecklingsskeden samt över tillkomsten av dess minnesmedalj i guld för arbete i »tillämpad naturvetenskap rörande Skånes lantbruk, dess binäringar och industri», vilken nu tilldelats geologen d:r Edv. Erdmann.

Herr GRÖNWALL höll föredrag: »De geologiska resultaten av djupborrningarna vid Nya Wilhelmsfält».

*1917, d. 12 december.*

Herr ESSEN-MÖLLER refererade sin avhandling: »Anteckningar om artis obstetriciæ professionen i Lund 1783—1918». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 2.)

Herr BENGTESSON refererade sin avhandling: »Braconologische Beiträge». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 32.)

Herr FÜRST refererade sin avhandling: »Professorn i fysiologi vid Lunds universitet Magnus Blix' hjärna». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 3.)

Herr GERTZ refererade sin avhandling: »Studier över klyvöppningarnas morfologi med särskild hänsyn till deras patologiska utbildningsformer». (Antagen till införande i FSH.)

Herr MURBECK anmälde sin avhandling: »Über staminale Pseudapetalie und deren Bedeutung für die Frage nach der Herkunft der Blütenkrone». (Jfr nedan  $\frac{2}{5}$  1918.)

Herr BANG refererade sin avhandling: »Blutuntersuchungen an pancreas-diabetischen Hunden». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 6.)

Herr GERTZ refererade en avhandling av docent H. Lundegårdh: »Das geotropische Verhalten der Seitensprosse. Zugleich ein Beitrag zum Epinastieproblem und zur kausalen Morphologie». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 27.)

Herr CARLGREN refererade sin avhandling: »Die Mesenterienanordnung der Halcuriiden». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 29.)

*1918, d. 13 februari.*

Herr BROMAN refererade sin avhandling: »Det Jacobsonska organets konstruktion och funktion». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 4.)

Herr ESSEN-MÖLLER refererade en avhandling av docent O. Olow: »Om de kirurgiska metoderna för vidgning av cervicalkanalen och modernunnen under havandeskap och förlossning». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 11.)

Herr SJÖVALL refererade sin avhandling: »Om hjärnsvullnad och dess förekomst vid hjärnskakning». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 10.)

Herr OVERTON refererade sin avhandling: »Untersuchungen über die Resorption und die relative Stärke einiger Herzgifte. Nebst einleitenden Versuchen mit Salzen der Alkalien und Erdalkalien». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 7.)

Herr RAMBERG refererade sin avhandling: »Arseniksyras och arseniksyrlighets elektrolytiska reduktion till arsenikväte vid katoder av olika metaller». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 21.)

Herr EKMAN refererade sin avhandling: »Eine analytische Eigenschaft der Stromlinien bei langsamen Flüssigkeitsbewegungen in der Ebene». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 16.)

Herr WALLENGREN anmälde en avhandling av docent E. Naumann: »Über die natürliche Nahrung des limnischen Zooplanktons. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffhaushalts im Süßwasser». (Jfr nedan d.  $\frac{13}{3}$ .)

Herr THUNBERG refererade sin avhandling: »Till frågan om s. k. luftfysiologisk kompensation». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 5.)

Herr LOVÉN refererade en avhandling av docent L. Smith: »Über die Konstitution der Isotropasäuren». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 22.)

Herr NILSSON-EHLE anmälde en avhandling av docent N. Heribert-Nilsson: »Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung Salix». (Jfr nedan d. 10/4.)

Herr NILSSON-EHLE refererade en avhandling av e. o. amanuens G. Turesson: »The Cause of Plagiotropy in Maritime Shore Plants». (Antagen till införande i FSH Bd 30.)

Herr SIEGBAHN refererade en avhandling av docent G. Borelius: »Thermoelektrische Gesetzmässigkeiten bei Legierungen». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 17.)

Herr SIEGBAHN refererade en avhandling av docent A. Hadding: »Några Lauediagram av fältspat». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 23.)

*1918, d. 13 mars.*

Herr WALLENGREN höll föredrag »Om plankton» samt refererade docent E. Naumanns vid förra sammanträdet anmälda avhandling (tryckt i FSH Bd 29 Nr 31).

Herr FÖRSSMAN höll föredrag: »Om Wassermanns metod».

Herr AF KLERCKER refererade en avhandling av docent F. Ask: »Bidrag till kännedomen om närsynthetens förekomst och grad samt om synskärpan vid närsynthet särskilt hos akademiska medborgare». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 12.)

*1918, d. 10 april.*

Herr NILSSON-EHLE höll föredrag om sina undersökningar rörande klorofyllegenskapernas genetik.

Herr NILSSON-EHLE refererade docent N. Heribert-Nilssons vid sammanträdet d. 13 februari anmälda avhandling. (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 28.)

Herr THUNBERG refererade en avhandling av e. o. amanuens E. Widmark: »Acetonstudier». (Antagen till införande i FSH Bd 30.)

Herr THUNBERG refererade en avhandling av amanuens B. Johansson: »Undersökningar över Tenebrio molitors gasutbyte i dess beroende av olika variabler». (Antagen till införande i FSH Bd 30.)

Herr FÜRST demonstrerade skelettfynd från stenålderspålbyggnaderna vid Alvastra.

*1918, d. 8 maj.*

Herr MURBECK refererade sin vid sammanträdet d. 12 december 1917 anmälda avhandling. (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 25.)

Herr MURBECK refererade en avhandling av fil. mag. G. Sjöstedt: »Algologiska studier vid Skånes södra och östra kust». (Antagen till införande i FSH Bd 30.)

Herr WALLENGREN refererade en avhandling av stud. A. Eliasson: »Bio logisch faunistische Untersuchungen aus dem Öresund. V. Polychæten». (Antagen till införande i FSH Bd 30.)

Herr NÖRLUND refererade en avhandling av fil. lic. T. Dahlgren: »Sur le théorème de condensation de Cauchy». (Tryckt i FSH Bd 30 Nr 4.)

Herr NÖRLUND refererade en avhandling av fil. lic. S. Stadler: »Sur les systèmes d'équations aux différences finies linéaires et homogènes». (Tryckt i FSH Bd 30 Nr 2.)

Herr NÖRLUND refererade en avhandling av docent S. D. Wicksell: »Das Heiratsalter in Schweden 1891—1910. Eine korrelationsstatische Untersuchung». (Tryckt i FSH Bd 29 Nr 18.)

Herr GRÖNWALL refererade en avhandling av amanuens G. Troedsson: »Om Skånes brachiopodskiffer». (Tryckt i FSH Bd 30 Nr 3.)

Herr GRÖNWALL refererade en avhandling av fil. lic. J. E. Hede: »Skånes Colonusskiffer. II.». (Antagen till införande i FSH Bd 30.)

---

Under Fysiografiska Sällskapets arbetsår 1917—1918 hava fungerat såsom:

*Ordförande* överbibliotekarie CARL AF PETERSENS.

*Sekreterare* professor CARL M. FÜRST.

*Skattemästare* professor GUSTAF AHLSTRÖM.

*Redaktör för Sällskapets Handlingar* professor HANS WALLENGREN.

---

## Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Avd. 2. Bd 14:2.

K. Fysiografiska Sällskapets Handlingar. N. F. Bd 29:2.

Pris kr. 33: 00.

Varje avhandling säljes särskilt:

21. RAMBERG, LUDWIG, Arseniksyras och arseniksyrlighets elektrolytiska reduktion till arsenikväte vid katoder av olika metaller. (Pris 2: 75.)
22. SMITH, L., Über die Konstitution der Isotropasäuren. (Pris 1: 00.)
23. HADDING, ASSAR, Några Lauediagram av fältspat. (Pris 2: 00.)
24. FRÖDIN, JOHN, Über das Verhältnis zwischen Vegetation und Erdfließen in den alpinen Regionen des schwedischen Lappland. (Pris 4: 00.)
25. MURBECK, SV., Über staminale Pseudapetalie und deren Bedeutung für die Frage nach der Herkunft der Blütenkrone. (Pris 3: 50.)
26. GERTZ, OTTO, Skånes Zoocecidier. Ett bidrag till kännedomen om Sveriges gallbildande flora och fauna. (Pris 3: 25.)
27. LUNDEGÅRDH, HENRIK, Das geotropische Verhalten der Seitensprosse. Zugleich ein Beitrag zum Epinastieproblem und zur kausalen Morphologie. (Pris 5: 50.)
28. HERIBERT-NILSSON, NILS, Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung Salix. (Pris 8: 00.)
29. CARLGREN, OSCAR, Die Mesenterienanordnung der Halcüriden. (Pris 3: 25.)
30. WALLENGREN, HANS, Biologisch-Faunistische Untersuchungen aus dem Öresund. IV. Die Infusoriengattungen Lembus Cohn und Plagiopyla Stein. (Pris 2: 25.)
31. NAUMANN, EINAR, Über die natürliche Nahrung des limnischen Zooplanktons. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffhaushalts im Süßwasser. (Pris 2: 50.)
32. BENGTSSON, SIMON, Braconologische Beiträge. (Pris 3: 00.)

- 
33. Fysiografiska Sällskapets sammanträden 1917—1918.
-

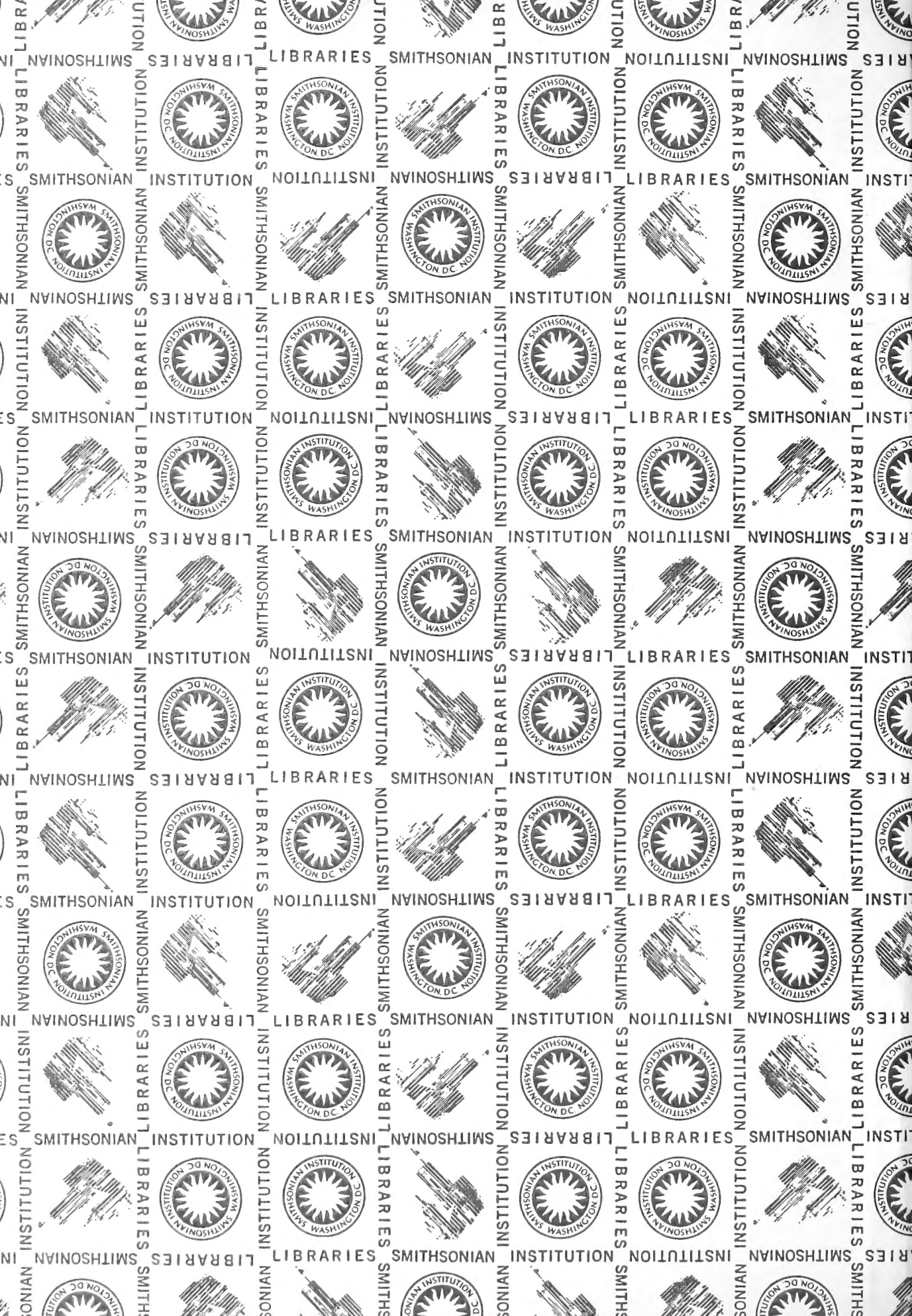


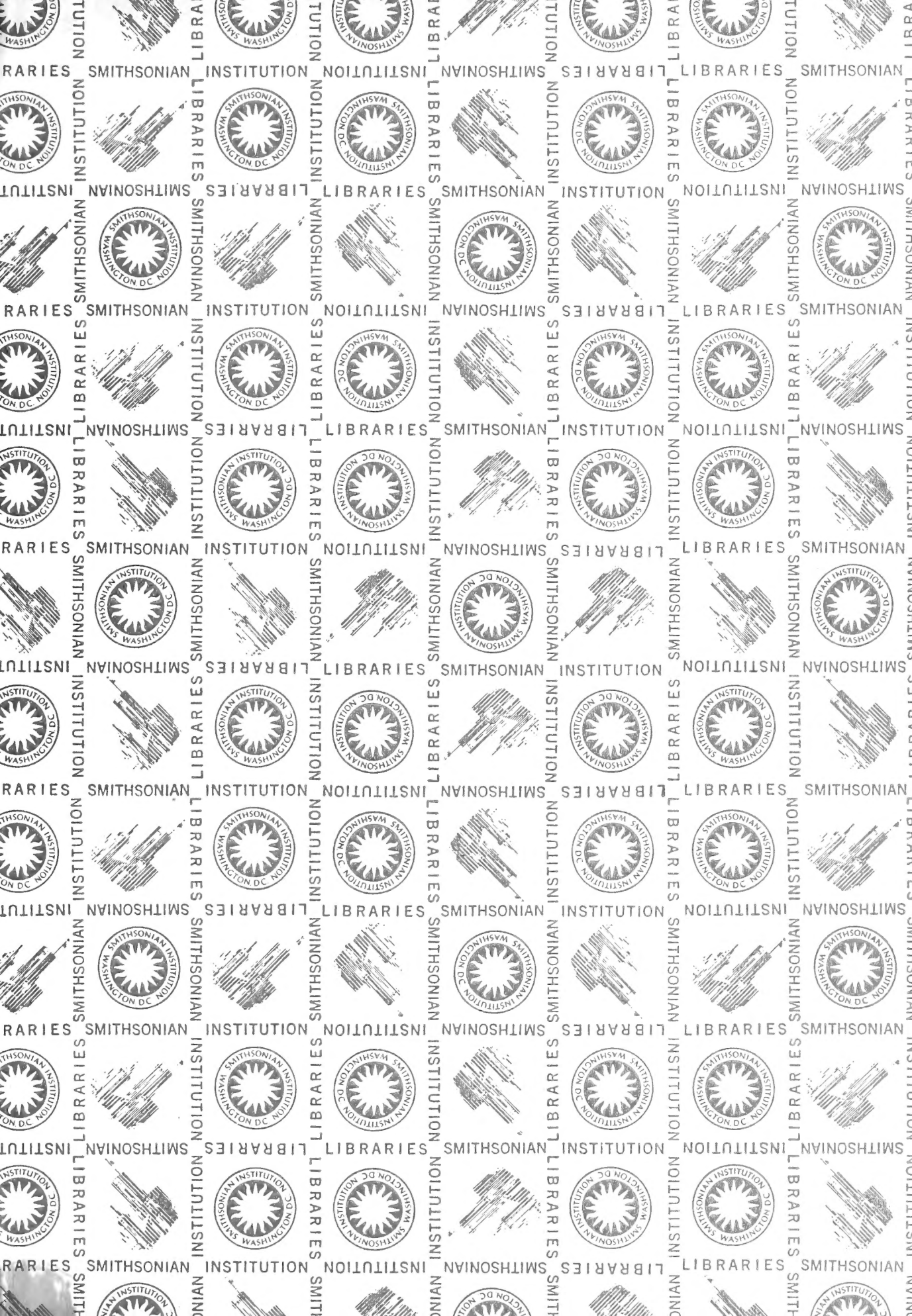














SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01357 4587